تحسين الصفات الكمية

الإحصاء البيولوجى وتطبيقاته فى

برامج تربية النبات



سلسلة تربية النبات

تحسين الصفات الكمية

الإحصاء البيولوجى وتطبيقاته فى برامج تربية النبات

تأليف

أ. د. أحمد عبدالمنعم حسـن

الأستاذ بكلية الزراعة - جامعة القاهرة

دكتوراه الفلسفة (تربية نبات)

جامعة كورنلّ - الولايات المتحدة الأمريكية

الطبعة الأولى

٢٠٠٥

حقوق النشر

تحسين الصفات الكمية

الإحصاء البيولوجى وتطبيقاته فى برامج تربية النبات

رقم الإيداع : ٢٠٠٢/١٤٥٢٢
I. S. B. N. : 977 - 258 – 200 - 7

٣٢ شارع عبــاس العقاد – مدينة نصر
ت : ٢٧٥٣٣٣٥ فاكس : ٢٧٥٣٣٨٨

مقدمة الناشر

يتزايد الاهتمام باللغة العربية فى بلادنا يوما بعد يوم ولاشك أنه فى الغد القريب ستستعيد اللغة العربية هيبتها التى طالما امتهنت وأذلت من أبنائها وغير أبنائها ولا ريب فى أن امتهان لغة أية أمة من الأمم هو إذلال ثقافى فكرى للأمة نفسها، الأمر الذى يتطلب تضافر جهود أبناء الأمة رجالاً ونساء، طلابا وطالبات، علماء ومثقفين، مفكرين وسياسيين فى سبيل جعل لغة العروبة تحتل مكانتها اللائقة التى اعترف المجتمع الدولى بها لغة عمل فى منظمة الأمم المتحدة ومؤسساتها فى أنحاء العالم. لأنها لغة أمة ذات حضارة عريقة استوعبت – فيما مضى – علوم الأمم الأخرى، وصهرتها فى بوتقتها اللغوية والفكرية، فكانت لغة العلوم والأدب، ولغة الفكر والكتابة والمخاطبة

إن الفضل فى التقدم العلمى الذى تنعم به أوروبا اليوم يرجع فى واقعه إلى الصحوة العلمية فى الترجمة التى عاشتها فى القرون الوسطى فقد كان المرجع الوحيد للعلوم الطبية والعلمية والاجتماعية هو الكتب المترجمة عن اللغة العربية لابن سينا وابن الهيثم والفارابى وابن خلدون وغيرهم من عمالقة العرب. ولم ينكر الأوروبيون ذلك، بل يسجل تاريخهم ما ترجموه عن حضارة الفراعنة والعرب والإغريق، وهذا يشهد بأن اللغة العربية كانت مطواعة للعلم والتدريس والتأليف، وأنها قادرة على التعبير عن متطلبات الحياة وما يستجد من علوم، وأن غيرها ليس بأدق منها، ولا أقدر على التعبير

ولكن ما أصاب الأمة من مصائب وجمود بدأ مع عصر الاستعمار التركى، ثم البريطانى والفرنسى، عاق اللغة عن النمو والتطور، وأبعدها عن العلم والحضارة، ولكن عندما أحس العرب بأن حياتهم لابد من أن تتغير، وأن جمودهم لابد أن تدب فيه الحياة، اندفع الرواد من اللغويين والأدباء، والعلماء فى إنماء اللغة وتطويرها، حتى أن مدرسة قصر العينى فى القاهرة، والجامعة الأمريكية فى بيروت درستا الطب بالعربية أول إنشائها ولو تصفحنا الكتب التى ألفت أو تُرجمت يوم كان الطب يدرس فيهما باللغة العربية لوجدناها كتبا ممتازة لا تقل جودة عن أمثالها من كتب الغرب فى ذلك الحين، سواء فى الطبع، أو حسن التعبير، أو براعة الإيضاح، ولكن هذين المعهدين تنكرا للغة العربية فيما بعد، وسادت لغة المستعمر وفرضت على أبناء الأمة فرضا، إذ رأى المستعمر فى خنق اللغة العربية مجالاً لعرقلة الأمة العربية

وبالرغم من المقاومة العنيفة التى قابلها، إلا أنه كان بين المواطنين صنائع سبقوا الاجنبى فيما يطلع إليه، فتفننوا فى أساليب التملق له اكتسابا لمرضاته، ورجال تأثروا بحملات المستعمر الظالمة، يشككون فى قدرة اللغة على استيعاب الحضارة الجديدة، وغاب عنهم ما قاله الحاكم الفرنسى لجيشه الزاحف إلى الجزائر "علموا لغتنا وانشروها حتى نحكم الجزائر، فإذا حكمت لغتنا الجزائر، فقد حكمناها حقيقة"

فهل لى أن أوجه نداءً إلى جميع حكومات الدول العربية بأن تبادر - فى أسرع وقت ممكن إلى اتخاذ التدابير، والوسائل الكفيلة باستعمال اللغة العربية لغة تدريس فى جميع مراحل التعليم العام، والمهنى، والجامعى، مع العناية الكافية باللغات الأجنبية فى مختلف مراحل التعليم لتكون وسيلة الإطلاع على تطور العلم والثقافة والانفتاح على العالم. وكلنا ثقة من إيمان العلماء والأساتذة بالتعريب، نظرا لأن استعمال اللغة القومية فى التدريس ييسر على الطلاب سرعة الفهم دون عائق لغوى، وبذلك تزداد حصيلته الدراسية، ويرتفع بمستواه العلمى، وذلك يعتبر تأصيلا للفكر العلمى فى البلاد، وتمكينا للغة القومية من الازدهار والقيام بدورها فى التعبير عن حاجات المجتمع، وألفاظ ومصطلحات الحضارة والعلوم.

ولا يعيب عن حكومتنا العربية أن حركة التعريب تسير متباطئة، أو تكاد تتوقف، بل تحارب أحيانا ممن يشغلون بعض الوظائف القيادية فى سلك التعليم والجامعات، ممن سرك الاستعمار فى نفوسهم عقد وأمراضا، رغم أنهم يعلمون أن جامعات إسرائيل قد ترجمت العلوم إلى اللغة العبرية، وعدد من يتخاطب بها فى العالم لا يزيد عن خمسة عشر مليون يهوديّ، كما أنه من خلال زياراتى لبعض الدول واطلاعى وجدت كل أمة من الأمم تدرس بلغتها القومية مختلف فروع العلوم والآدب والتقنية، كاليابان، وإسبانيا، وألمانيا، ودول أمريكا اللاتينية، ولم تشك أمة من هذه الأمم فى قدرة لغتها على تغطية العلوم الحديثة، فهل أمة العرب أقل شأنا من غيرها ؟!

وأخيرا وتمشيًا مع أهداف الدار العربية للنشر والتوزيع، وتحقيقًا لأغراضها فى تدعيم الإنتاج العلمى، وتشجيع العلماء والباحثين فى إعادة مناهج التفكير العلمى وطرائقه إلى رحاب لغتنا الشريفة، تقوم الدار بنشر هذا الكتاب المتميز الذى يعتبر واحدًا من ضمن ما نشرته - وستقوم بنشره الدار من الكتب العربية التى قام بتأليفها أو ترجمتها نخبة ممتازة من أساتذة الجامعات المصرية والعربية المختلفة.

وبهذا نرجو أن نكون قد نفذ عهداً قطعناه على المضى قدما فيما أردناه من خدمة لغة الوحى، وفيما أرداه الله تعالى لنا من جهاد فيها.

وقد صدق الله العظيم حينما قال فى كتابه الكريم ﴿ وَقُلِ اعْمَلُوا فَسَيَرَى اللَّهُ عملكُمْ ورَسُولُهُ والْمُؤْمِنُونَ وَسَتُرَدُّونَ إِلَى عَالِمِ الغَيْبِ والشَّهَادَةِ فَيُنَبِّئُكُم بِمَا كُنتُمْ تَعْمَلُون﴾.

محمد أحمد دربالة

الدار العربية للنشر والتوزيع

المقدمة

يُعد هذا الكتاب منطقيًا فى موضعه من هذه السلسلة، بعد أن سبقه إلى الظهور كتابا "الأسس العامة لتربية النبات"، و "طرق تربية النبات"، فلا شك أن المربى يلزمه التزود بالأسس والطرق التى تمكنه من تحسين الصفات الكمية ألا وهى موضوع الكتاب الذى بين يديك. وقد بدا لى جليًا منذ الوهلة الأولى افتقار المكتبة العربية إلى الكتب التى تعالج هذا الموضوع، الأمر الذى حمّلنى مزيدا من المسئولية فى إخراج هذا الكتاب بالصورة اللائقة وعلى الرغم من جفاف موضوع الكتاب، فقد حاولت – قدر استطاعتى – تبسيطه إلى مستوى من لديه إلمام بمبادئ الوراثة، والإحصاء، وتربية النبات

يتضمن الكتاب أربعة عشر فصلاً تُعالج شتى جوانب الإحصاء البيولوجى وتطبيقاته فى مجال تربية النبات، بهدف تحسين الصفات الكمية وقد بدأنا بتعريف الإحصاء البيولوجى والوراثة الكمية (الفصل الأول)، والسمات المميزة للصفات الكمية ومعايير وصفها كميًا (الفصل الثانى)، ثم تطرقنا بعد ذلك إلى الطرق المستخدمة فى تقدير التباين الكمى (الفصل الثالث)، والارتباط بأنواعه المختلفة وأهميته فى برامج تحسين الصفات الكمية (الفصل الرابع) تأتى بعد ذلك الفصول التى تشكل العمود الفقرى لموضوع الكتاب (الفصول الخامس إلى الثامن)، وهى التى تتناول مختلف تصاميم وتحاليل الدراسات الكمية التى تستخدم فى انتخاب التراكيب الوراثية المتميزة، وفى الحصول على تقديرات لقيم العديد من المعايير الهامة المستخدمة فى وصف الصفات الكمية ونظراً لخصوصية وراثة الصفات الكمية، فقد أفردنا الفصل التاسع لشرح طبيعة الفعل الجينى ومكونات التباين الوراثى، والفصل العاشر لتقديم عرض مفصل للأنواع لمختلفه من درجات التوريث وأهميتها وطرق تقديرها، والفصل الحادى عشر لبيان ماهية التفاعل بين التركيب الوراثى والبيئة وأهميته وطرق قياسه، ثم دلفنا إلى تقديم عرض موجز لوراثة العشائر ومجالات تطبيقاتها فى تربية النبات. أما الفصلان الأخيران (الثالث عشر والرابع عشر) .. فقد خُصّصا لشرح جانبين تطبيقيين هامّين من جوانب تربية الصفات الكمية، وهما – على التوالى – التربية الداخلية وقوة الهجين، والتقدم الوراثى المتوقع بالانتخاب

آمل أن يكون هذا الكتاب مرجعًا مفيدًا لكل العاملين فى مجال تربية النبات من دارسين، وطلبة دراسات عليا، وباحثين، ولكل من لديه اهتمام بموضوع تحسين الصفات الكمية

والله أسأل أن أكون قد وفقت فى عرض الموضوع، وأن يكون الكتاب مرجعًا مفيدا لكل من يُحاول الغوص فيه

والله ولى التوفيق

أ. د. أحمد عبد المنعم حسن

محتويات الكتاب

	الصفحة
الفصل الأول : مقدمات	١٧
تعريف بعلم الإحصاء البيولوجى وفروعه	١٧
تعريف بالوراثة الكمية للصفات	١٨
بداية دراسة الصفات الكمية تاريخيًا	١٨
خصائص الوراثة الكمية	٢٠
تحديد فئات ونسب الانعزالات الوراثية والمظهرية فى الجيل الثانى	٢٢
توزيع الانعزالات المظهرية فى الجيل الثانى	٢٥
أساليب الإحصاء البيولوجى المستخدمة فى مجال تربية النبات	٢٨
مراجع هامة فى موضوع هذا الكتاب	٢٩
الفصل الثانى : السمات المميزة للصفات الكمية ومعايير وصفها كميًا	٣١
السمات المميزة للصفات الكمية	٣١
التوزيع الطبيعى	٣١
الفروق بين الصفات الكمية والنوعية	٣٣
الانعزالات الوراثية فى الصفات الكمية	٣٣
معادلات تقدير عدد الجينات المتحكمة فى الصفات الكمية	٣٤
القيم والمصطلحات المستخدمة فى وصف الصفات الكمية وراثيًا	٣٥
قائمة بالقيم الإحصائية التى تلزم لتقدير القيم المستخدمة فى وصف وراثة الصفات الكمية	٣٥
قائمة بالقيم والمصطلحات المستخدمة فى وصف وراثة الصفات الكمية	٤٠
الفصل الثالث : طرق تقدير التباين الكمى	٤٩
تحليل المتروجلف	٤٩
خطوات التحليل	٥٠
قيمة D^2 الإحصائية	٥٢
خطوات التحليل	٥٢

	الصفحة
مزايا تحليل D_2	٥٥
مقارنة بين تحليلى المتروجلف والـ D^2 ...	٥٥
الفصل الرابع : الارتباط : أنواعه وأهميته فى برامج التربية	٥٧
الارتباط البسيط	٥٧
الارتباط البسيط للشكل المظهرى	٥٨
الارتباط البسيط الوراثى	٥٨
الارتباط البسيط البيئى	٥٨
طرق تقدير معاملات الارتباط البسيطة	٥٨
أهمية الارتباط البسيط	٦٠
الارتباط الجزئى	٦١
طرق تقدير معاملات الارتباط الجزئى	٦٢
أهمية الارتباط الجزئى	٦٢
الارتباط المتعدد	٦٣
طريقة تقدير الارتباط المتعدد	٦٣
عيوب الارتباط المتعدد	٦٣
مقارنة بين الأنواع المختلفة من الارتباطات	٦٤
تفسير الارتباطات	٦٤
أولاً : الارتباطات البسيطة	٦٥
ثانيًا : الارتباط الجزئى	٦٥
ثالثًا : الارتباط المتعدد	٦٦
تطبيقات الارتباط فى تربية النبات	٦٦
الفصل الخامس : طرق انتخاب التراكيب الوراثية المتميزة	٦٧
تحليل مُعامل المسار	٦٧
أنواع معاملات المسار	٦٨
طريقة حساب معاملات المسار	٦٩

الصفحة

تفسير النتائج	٧٢
المقارنة بين تحليل معامل المسار وتحليل الارتباطات	٧٢
تحليل دالة التمييز	٧٣
أنواع دلائل الانتخاب فى تحليل دالة التمييز	٧٣
طريقة حساب دليل الانتخاب	٧٤
مزايا وعيوب تحليل دالة التمييز	٧٧
مقارنة بين تحليل معامل المسار وتحليل دالة التمييز	٧٧
الفصل السادس : تحاليل : الداياليل بأنواعها والتلقيحات الاختبارية	٧٩
التلقيح الدائرى (الداياليل)	٧٩
الداياليل الكامل	٨٠
نصف الداياليل	٨١
الافتراضات الوراثية لتصاميم الداياليل	٨١
طريقة هيمان البيانية لتحليل الداياليل	٨٢
طريقة جريفنج الرقمية	٨٦
مقارنة بين طريقتى هيمان وجريفنج	٩٠
تحليل داياليل الجزئى	٩١
طريقة التحليل	٩٢
التقديرات التى يمكن الحصول عليها	٩٣
الاستعمالات	٩٤
التحليل الاختبارى للسلالات	٩٤
الطريقة	٩٤
المزايا	٩٤
التحليل	٩٥
التقديرات التى يمكن الحصول عليها	٩٥
الآباء التى تستعمل فى التحليل ومواصفاتها المطلوبة	٩٦

	الصفحة
الفصل السابع : تحاليل الترايااليل، والكودراياليل، ومتوسط الأجيال	٩٩
تحليل ترااليل	٩٩
تحليل كوادراباليل	٩٩
تحليل متوسط الأجيال	١٠٠
اختبار اسكيلنج	١٠١
موديلات قياس تأثيرات الجينات وتبايناتها	١٠٣
مدلولات نتائج تحليل مكونات التباين الوراثى	١٠٧
القيم الأخرى التى يُتحصل عليها من تحليل متوسط الأجيال	١٠٧
مزايا تحليل متوسط الأجيال	١٠٨
الفصل الثامن : تحاليل التلقيحات ثنائية الآباء (تحاليل نورث كارولينا)، والاختبار الثلاثى	١٠٩
تحاليل التلقيحات ثنائية الاباء (تحاليل نورث كارولينا)	١٠٩
تصميم نورث كارولينا رقم١	١١٠
تصميم نورث كارولينا رقم٢	١١٤
تصميم نورث كارولينا رقم٣	١١٨
تحليل الاختبار الثلاثى	١٢٠
مكونات التباين الوراثى التى يمكن الحصول عليها من مختلف طرق التحليل الكمى	١٢١
الفصل التاسع : الفعل الجينى ومكونات التباين الوراثى	١٢٣
تعريف الفعل الجينى	١٢٣
مكونات تباين الشكل المظهرى	١٢٤
التباين البيئى	١٢٤
التباين الوراثى	١٢٤
المتوسطات الهندسية وعلاقتها بطبيعة التباين الوراثى والفعل الجينى	١٢٨
تعريف مكونات التباين وأهمية كل منها	١٢٩

	الصفحة
التباين الإضافى	١٢٩
تباين السيادة	١٣١
تباين التفوق	١٣٢
طرق تقدير مكونات التباين الوراثى	١٣٣
العوامل المؤثرة فى الفعل الجينى	١٣٤
أولاً: العشائر التى يُدرس فيها الفعل الجينى وطريقة التلقيح السائدة فيها	١٣٤
ثانيًا: عدد الجينات المتحكمة فى الصفة	١٣٦
ثالثًا: الارتباط	١٣٦
رابعًا: حجم العينات وعشوائيتها	١٣٦
العلاقة بين الفعل الجينى ومختلف الدلائل والمعايير الوراثية	١٣٧
أولاً: العلاقة بين الفعل الجينى والقدرة على التآلف	١٣٧
ثانيًا: علاقة الفعل الجينى بدرجة التوريث	١٣٨
ثالثًا: علاقة الفعل الجينى بالتقدم الوراثى	١٣٨
رابعًا: علاقة الفعل الجينى بقوة الهجين	١٣٨
خامسًا: علاقة الفعل الجينى بالقدرة على التأقلم	١٣٨
سادسًا: العلاقة بين الفعل الجينى ودرجة السيادة	١٣٨
دور الفعل الجينى فى تربية النبات	١٣٩
أولاً: دور الفعل الجينى فى انتخاب الآباء	١٣٩
ثانيًا: دور الفعل الجينى فى اختيار طريقة التربية	١٣٩
الفصل العاشر: درجة التوريث	١٤٣
تعريف درجتى التوريث الرئيسيتين وأهميتهما	١٤٣
درجة التوريث على النطاق العريض أو المطلق	١٤٣
درجة التوريث على النطاق الضيق	١٤٧
طرق تقدير درجات التوريث	١٤٧
التقدير من واقع بيانات الآباء والجيلين الأول والثانى والتلقيحات الرجعية	١٤٨
التقدير من تحليل مكونات التباين	١٥٠

الصفحة

التقدير على أساس قيمة ارتداد النسل على الآباء	١٥٤
التقدير على أساس قيمة الارتباط بين الآباء والأنسال	١٥٩
تقدير درجة التوريث على أساس التقدير غير المباشر للتباين البيئى	١٦٠
طريقة تقدير درجة التوريث المدركة أو الواقعة	١٦١
طريقة تقدير درجة التوريث المشتركة	١٦٢
العوامل المؤثرة فى تقديرات درجة التوريث ودقتها	١٦٣
الفصل الحادى عشر : التفاعل بين التركيب الوراثى والبيئة	١٦٧
تعريف التفاعل بين التركيب الوراثى والبيئة وأهميته	١٦٧
مثال توضيحى	١٦٧
عامل الثبات	١٦٨
أهمية التفاعل بين التركيب الوراثى والبيئة	١٦٩
النماذج الإحصائية المستعملة فى تقدير التفاعلات بين التركيب الوراثى والبيئة	١٦٩
مدلولات معنوية التفاعلات المختلفة بين التركيب الوراثى والبيئة	١٧٤
الفصل الثانى عشر : وراثة العشائر وتطبيقاتها فى مجال تربية النبات	١٧٧
قانون هاردى/فينبرج	١٧٧
افتراضات القانون	١٧٧
نص القانون	١٧٨
إثبات القانون	١٧٨
مثال على إثبات القانون	١٨٠
تطبيق القانون عند وجود أكثر من آليلين للجين	١٨٤
تأثير الطفرات على توازن هاردى/فينبرج	١٨٥
تأثير الهجرة إلى العشيرة فى توازن هاردى/فينبرج	١٨٧
تطبيق القانون فى التقدير الكمى لتأثير الجين على الفرد والعشيرة	١٨٨

الصفحة

متوسط العشيرة والقيمة الوراثية ١٨٨

متوسط تأثير الجين ١٩٠

قيمة التربية ١٩١

انحراف السيادة ١٩٣

تفاعل التفوق ١٩٥

استخدام القانون فى تقدير مكونات التباين الوراثى ١٩٥

استخدام القانون فى تنقية العشائر الخلطية التلقيح من الصفات المتنحية غير المرغوب فيها ١٩٦

أولاً: إذا كان الانتخاب ضد الصفة غير المرغوب فيها قبل الإزهار ١٩٨

ثانيًا: إذا كان الانتخاب ضد الصفة غير المرغوب فيها بعد الإزهار ١٩٩

تطبيقات القانون فى النباتات الخلطية التلقيح ٢٠٠

أولاً: حالة السيادة التامة مع الانتخاب ضد الأفراد المتنحية الأصيلة ٢٠٠

ثانيًا: حالة السيادة التامة مع الانتخاب ضد الأفراد السائدة ٢٠١

ثالثًا: حالة السيادة غير التامة ٢٠١

رابعًا: حالة الانتخاب لصالح الأفراد الخليطة ٢٠٢

تأثير النسب الأولية للآليلات فى كفاءة عملية الانتخاب ٢٠٣

عدد أجيال الانتخاب اللازمة لإحداث التغيير المطلوب ٢٠٦

الفصل الثالث عشر: التربية الداخلية وقوة الهجين ٢١١

معامل التربية الداخلية ٢١١

وسائل تحقيق الأصالة الوراثية ٢١١

التربية الداخلية فى الأنواع المتضاعفة ٢١٣

القدرة على التآلف وقوة الهجين ٢١٧

القدرة العامة على التآلف ٢١٨

القدرة الخاصة على التآلف ٢١٨

طرق تقدير قوة الهجين ٢١٩

الصفحة

مدلولات قوة الهجين وما يعقبها من تدهور فى الأجيال التالية ٢١٩

الفصل الرابع عشر: الانتخاب فى الصفات الكمية ٢٢١

التنبؤ بمدى التقدم الذى يمكن إحرازه بالانتخاب ٢٢١

شدة الانتخاب ٢٢١

توصيف موجز للتقدم الوراثى بالانتخاب ٢٢٢

عرض مفصل للتقدم الوراثى الممكن تحقيقه بالانتخاب ٢٢٤

وسائل زيادة التقدم الوراثى السنوى فى برامج التربية بالانتخاب ٢٣٣

عدد سنوات كل دورة انتخاب ٢٣٣

شدة الانتخاب ٢٣٤

تحكم الآباء ٢٣٥

التباين الوراثى ٢٣٥

التباينات داخل الوحدات التجريبية ٢٣٧

التباينات من وحدة تجريبية لأخرى ٢٣٩

الخطأ التجريبى ٢٣٩

تفاعل التركيب الوراثى مع البيئة ٢٣٩

الانتخاب غير المباشر ٢٤٠

مثال على التقدم الوراثى بالانتخاب ٢٤١

تطبيق معادلات التنبوء بالتقدم الوراثى على بعض طرق التربية بالانتخاب ٢٤٢

الانتخاب الإجمالى فى أبسط صوره ٢٤٢

الانتخاب الإجمالى فى نسل النباتات الملقحة ذاتيًا ٢٤٣

الانتخاب الإجمالى على أساس العائلات ٢٤٤

مصادر الكتاب ٢٤٧

الفصل الأول

مقدمات

تعريف بعلم الإحصاء البيولوجى وفروعه

يعرف العلم الذى يهتم بتطبيق المفاهيم والطرق الإحصائية على الدراسات البيولوجية باسم الإحصاء البيولوجى biometry أو biometrics، ويعرف فرع الوراثة الذى يستعين بالمفاهيم والطرق الإحصائية فى الدراسات الوراثية باسم الوراثة الإحصائية biometrical genetics

ومن أهم سمات الوراثة الإحصائية، ما يلى:

١ – تهتم بتطبيقات المفاهيم والطرق الإحصائية على الدراسات الوراثية.

٢ – لأنها تهتم بتطبيق المفاهيم والطرق الإحصائية على الدراسات الوراثية. فإنها تسمى – كذلك – الوراثة الإحصائية statistical genetics، والوراثة الرياضية mathematical genetics.

٣ – يوجد فرعان من الـ biometrical genetics، هما:

أ – الوراثة الكمية quantitative genetics، وهى تهتم بدراسة الصفات الكمية أو التى يتحكم فيها عديد من الجينات.

ب – وراثة العشائر population genetics، وهى تهتم بدراسة توزيع وانتشار الجينات فى العشائر.

٤ – تختلف الوراثة الكمية عن الوراثة المندلية فى أمرين رئيسيين، هما:

أ – تهتم الوراثة الكمية بالتباينات المستمرة، بينما تهتم الوراثة المندلية بالتباينات غير المستمرة.

ب – يعتمد تحليل الوراثة الكمية على المتوسطات، والتباينات، والتباينات المشتركة covariances، بينما يعتمد تحليل الوراثة المندلية على التكرار frequencies والنسب ratios

٥ توفر الوراثة الكمية الطرق والوسائل التى تلزم لدراسة الصفات التى يتحكم فيها عديد من الجينات، الأمر الذى لا يمكن تحقيقه بأساليب الوراثة المندلية

٦ - تعد الوراثة الكمية امتدادا للوراثة المندلية باعتمادها الكامل على قوانين الوراثة المندلية

٧ تساعد الوراثة الكمية فى زيادة فهم القواعد الوراثية، وفى التخطيط لبرامج التربية (عن Singh & Naryanan ١٩٩٣)

ويمكن القول أن الوراثه الكميه تهتم بوراثة الاختلافات بين الأفراد عندما يكون اختلافها فى الدرجة وليس فى النوع، أى كميًا وليس نوعيًا (Dudley ١٩٩٧)

تعريف بالوراثة الكمية للصفات

تعنى الوراثة الكمية بدراسة الصفات الكمية، وهى الصفات التى يوجد فيها استمرار فى الشكل المظهرى، والتى تتدرج من مستوى الى آخر دون وجود فواصل محددة بين المستويات المختلفة، كما فى صفات الطول، والمحصول، وقوة النمو، وموعد النضج إلخ ونظرا لأن دراستها تستدعى القياس، لذا فإنها تسمى metrical traits أى الصفات المقيسة

وبرغم أن بعض الصفات الكمية يتحكم فى وراثتها جين واحد رئيسى major gene إلا أن غالبيتها يتحكم فيها عدد كبير من العوامل الوراثية multiple factors، وبينما تدرس الفئة الأولى منها كصفات بسيطة، يمكن – غالبا – تمييز مجاميع أفرادها وعدّها فى الأجيال الانعزالية فإن دراسة الفئة الثانية منها يدخل فى نطاق علم الوراثة الكمية Quantitative Genetics وهو موضوع يستمد أهميته من أن الصفات الكميه تشكل أهم الصفات الاقتصادية التى يهتم بها المربى، فى الوقت الذى تحتاج فيه إلى طرق خاصة فى دراستها، وتداولها عند التربية

بداية دراسة الصفات الكمية تاريخياً

يعد كل من نلسون إيلى Nilson-Ehle (١٩٠٨–١٩٠٩) فى السويد، وايست East (١٩٠٦–١٩٣٦) فى الولايات المتحدة الأمريكية من أوائل العلماء الذين تناولوا الصفات الكمية بالدراسة، وهما اللذان أثبتا أن الصفات الكمية تسلك فى وراثتها سلوك الصفات الوصفية

قام نلسون إيلى بإجراء تلقيح بين سلالتين نقيتين من القمح، إحداهما حمراء الحبوب، والأخرى بيضاء، فكانت حبوب الجيل الأول وسطًا بين صفتي الأبوين، أى كانت السيادة غير تامة، وتدرجت حبوب الجيل الثانى من اللون الأحمر القاتم إلى اللون الأبيض وأمكن تمييزها إلى خمس فئات مظهرية كانت بنسبة ١ : ٤ : ٦ : ٤ : ١ (جدول ١-١)

فسرّ نلسون إيلى هذه النتائج على أساس أن صفة لون الحبوب يتحكم فيها زوجان من الجينات المتفارقة المتماثلة، أى إن كلاً منهما مماثل للآخر فى تأثيره فى إظهار صفة لون الحبوب الحمراء، وأن تأثير هذه الجينات مُجمِّع cumulative، بمعنى أنه كلما زاد عدد الجينات السائدة كان اللون الأحمر أكثر تركيزا

جدول (١-١) نسبة التراكيب الوراثية والأشكال المظهرية التى تظهر فى الجيل الثانى لفرد خليط فى عاملين وراثيين ($R_1r_1\ R_2r_2$) يتحكمان فى لون البذرة فى القمح ولهما تأثير متجمع

التركيب الوراثى	النسبة	عدد الأليلات السائدة	الشكل المظهرى	النسبة
$R_1R_1\ R_2R_2$	١	٤	أحمر قاتم	١
$R_1r_1\ R_2R_2$	٢	٣	أحمر متوسط الدكنة	٤
$R_1R_1\ R_2r_2$	٢	٣	أحمر متوسط الدكنة	
$R_1r_1\ R_2r_2$	٤	٢	أحمر متوسط	٦
$R_1R_1\ r_2r_2$	١	٢	أحمر متوسط	
$r_1r_1\ R_2R_2$	١	٢	أحمر متوسط	
$R_1r_1\ r_2r_2$	٢	١	أحمر فاتح	٤
$r_1r_1\ R_2r_2$	٢	١	أحمر فاتح	
$r_1r_1\ r_2r_2$	١	صفر	أبيض	١

أما إيست .. فقد درس وراثة طول الزهرة (طول التويج) فى التبغ، وهى صفة قليلة التأثر بالعوامل البيئية، وأجرى إيست تلقيحًا بين سلالتين نقيتين من التبغ البرى *Nicotiana longiflora* تختلفان اختلافًا واضحًا فى طول الزهرة، وحصل على النتائج المبينة فى جدول (١-٢)، ثم درس الاختلافات بين الآباء وأفراد الأجيال الأول والثانى والثالث، وتوصل منها (وكذلك من دراسات أخرى أجراها على طول الكوز فى الذرة) إلى ما يلى

١ – تتشابه الاختلافات التى تظهر بين نباتات الجيل الأول – والناتجة من التلقيح بين أفراد نقية - مع الاختلافات التى تظهر بين نباتات الآباء، وتكون جميعها اختلافات راجعة إلى الظروف البيئية فقط

٢ – تظهر اختلافات أكبر فى الجيل الثانى، نتيجة لحدوث الانعزالات الوراثية، ويمكن الحصول على التراكيب الوراثيه للأبوين إذا زرع عدد كاف من النباتات فى هذا الجيل

٣ تعطى النباتات المختلفة مظهريًا – فى الجيل الثانى أنسالاً ذات متوسطات مختلفة فى الجيل الثالث

وقد نجح إيست فى تطبيق قوانين مندل على الصفات الكمية التى درسها

خصائص الوراثة الكمية

يمكن تلخيص أهم خصائص وراثة الصفات الكمية فى أنه يتحكم فيها عدة عوامل وراثية، ذات تأثير كبير واضح، يطلق عليها عادة اسم major genes، وعوامل وراثيه أخرى كثيرة ذات تأثير بسيط، يطلق عليها اسم polygenes (وتسمى أحيانا الجينات الثانوية minor genes) وتعد الجينات الثانوية أكثر تأثرا بالعوامل البيئية من الجينات الرئيسية، ولكن لا يمكن قياس تأثير البيئة على كل عامل منها على حدة وبينما يكون تأثير الجينات الرئيسية فى الشكل المظهرى كبيرا فإن تأثير الجينات الثانوية لا يظهر إلا بعد تجمع عدد كبير منها فى التركيب الوراثى، وتعد هى الأساس فى التطور وعملية الانتخاب الطبيعى

تتميز الجينات الثانوية – أيضًا – بأنها تنعزل بكثرة، وتتوزع على أعداد كبيرة من التراكيب الوراثية (=٣ن حيث ن هى عدد أزواج الجينات التى يختلف فيها الأبوان)، وتتميز كذلك بأن الشكل المظهرى لا يتأثر كثيرا بإحلال جين محل آخر لذا فإن تراكيب وراثية كثيرة يمكن أن تعطى نفس الشكل المظهرى، كما تكون معظم العشائر الخلطية التلقيح خليطة إلى حد كبير فى هذه العوامل وأخيرًا .. فإن هذه الجينات الثانوية (أو الـ polygenes) قد تكون ذات تأثير متعدد على الشكل المظهرى، وقد تكون محورة لفعل جينات أخرى modifiers، أو مثبطة لها suppressors

جدول (١–٢): التوريع التكرارى لطول تويج الزهرة فى نباتات الآباء (P_1، و P_2)، والجيل الأول (F_1)، والجيل الثانى (F_2) للتلقيح بين سلالتين نقيتين من *Nicotiana longiflora*

الجيل	سنة الزراعة	مركز مجموعات التوزيع التكرارى (مم) لطول تويج الزهرة																				العدد		الانحراف	معامل
		٣٤	٣٧	٤٠	٤٣	٥٢	٥٥	٥٨	٦١	٦٤	٧٠	٧٣	٧٦	٧٩	٨٢	٨٥	٨٨	٩١	٩٤	٩٧	١٠٠	الكلى	المتوسط	القياسى	الاختلاف
P_1	١٩١١		١٣	٨٠	٣٢																	١٢٥	٤٠,٥	١ ٧٥	٤,٣٣
P_1	١٩١٢		٤	٢٨	١٦																	٤٩	٤٠,٦	٢,٠٠	٤,٩٢
P_1	١٩١٣		٤	٣٢	١																	٣٧	٣٩,٨	١,٠٩	٢,٧٤
F_1	١٩١١						٤	١٠	٤١	٧٥	٤٠	٣										١٣٧	٦٣,٥	٢,٩٢	٤,٦٠
P_2	١٩١١																٦	٢٢	٤٩	١١		٨٨	٩٣,٥	٢,٢٩	٢,٤٦
P_2	١٩١١																٢	١٦	٣٢	٦	١	٤٧	٩٣,٤	٢,٢٣	٢,٣٩
P_2	١٩١١																٥	٧	١٠	٢		٢٤	٩٢,١	٢.٧٠	٢.٩٣
F_2 (١)	١٩١٢ (أ)					١	٥	١٦	٢٣	١٨	٦٢	٣٧	٢٥	١٦	٤	٢	٢					٢١١	٩٧,٥	٥,٩١	٨,٧٥
F_2 (٢)	١٩١٢ (أ)					٢	٤	٢	٢٤	٣٧	٣١	٣٨	٣٥	٢٧	٢١	٥	٦	١				٢٣٣	٦٩.٨	٦.٧٩	٩,٧٢

(أ) حصل على سلى الجيل الثانى من نباتى جيل أول

ومن أهم خصائص الوراثة الكمية - أيضًا ما يعرف بالانعزال الفائق الحدود transgressive segregation حيث يظهر فى الجيل الثانى لبعض التلقيحات أفرادا تزيد عن الأب الأعلى، أو تقل عن الأب الأقل فى الصفة المدروسة ويحدث ذلك عندما يختلف الأبوان فى الجينات المسئولة عن الصفة، أو فى بعضها، مما يؤدى إلى انعزال أفراد فى الجيل الثانى، تحتوى على آليلات من تلك التى تزيد من الصفه، تزيد عن تلك الموجودة فى الأب الأعلى أو تتركز فيها الآليلات التى تخفض من الصفة

تحديد فئات ونسب الانعزالات الوراثية والمظهرية فى الجيل الثانى

لا يمكن تحديد فئات ونسب الانعزالات الوراثية والمظهرية فى الجيل الثانى للصفات الكمية إلا إذا كان عدد العوامل الوراثية المتحكمة فى الصفة المعنيه محدودا، وبغير ذلك فإن دراسة وراثة الصفة الكمية ينحى طريقا آخر هو جل موضوع هذا الكتاب

ويتبين من دراستنا لخصائص الوراثة الكمية أن عدة تراكيب وراثية يمكن أن تعطى نفس الشكل المظهرى؛ فعلى سبيل المثال لو أن صفة كمية يتحكم فيها ثلاثة أزواج من العوامل الوراثية هى Aa، و Bb، و Cc، وكانت الآليلات السائدة هى التى تزيد من الصفة فإن الشكل المظهرى -- الذى يكون مرده إلى وجود خمسة آليلات سائده - يمكن أن يظهر فى أى من التراكيب الوراثية التالية Aa BB CC، أو AA Bb CC، أو AABBCc

ونظرًا لأن أيًا من هذه التراكيب الوراثية يظهر فى الجيل الثانى بنسبة $\frac{٢^{س}}{٤^{ن}}$ (حيث س، ن هى عدد المواقع الجينية الخليطة فى كل من التركيب الوراثى المراد معرفة نسبته، وفى الجيل الأول، على التوالى) = $\frac{٢^{١}}{٤^{٣}} = \frac{٢}{٦٤}$ ، لذا فإن نسبة ظهور هذه التراكيب الوراثية مجتمعة = ٣ × $\frac{٢}{٦٤} = \frac{٦}{٦٤}$

وتوجد طريقتان رئيسيتان لتحديد فئات ونسب الانعزالات الوارثية والمظهرية فى الجيل الثانى للصفات الكمية – التى يتساوى فيها تأثير الجينات المختلفة على الصفة،

عندما يتحكم فى الصفة عددًا محدودًا من العوامل الوراثيــة – همـا. باسـتخدام المعادلـة ذات الحدين، وباستخدام مثلث باسكال.

المعادلة ذات الحدين

يمكن معرفة نسب الانعزالات فى الجيـل الثـانى مـن مفكـوك المعادلـة ذات الحديـن (س+ص)^{ن}؛ حيث تمثل (س) الآليلات التى تؤثر على الصفة فى أحد الاتجاهات (كـأن تزيد من الصفة مثلاً)، وتمثل (ص) الآليلات التى تؤثر على الصفـة فـى الاتجـاه الآخـر (كأن تنقص من الصفة مثلاً)، وتمثل (ن) عدد الآليلات الموجودة (تلك التى تزيـد والتـى تنقص من الصفة)؛ فمثلا إذا تحكم فـى الصفـة خمسـة أزواج مـن الجينـات (أى عشـرة آليلات) فإن المعادلة تصبح (س+ص)^{١}، ويكون مفكوكها كما يأتى

س^{١} + ١٠س^{٩}ص + ٤٥س^{٨}ص^{٢} + ١٢٠س^{٧}ص^{٣} + ٢١٠س^{٦}ص^{٤} + ٢٥٢ س^{٥}ص^{٥} +
٢١٠ س^{٤}ص^{٦} + ١٢٠ س^{٣}ص^{٧} + ٤٥ س^{٢}ص^{٨} + ١٠ س ص^{٩} + ص^{١٠}

وبذا تكون نسب الانعزالات هــى: ١ - ١٠ : ٤٥ : ١٢٠ ٢١٠ ٢٥٢ ٢١٠ ١٢٠ : ٤٥ ١٠ . ١.

ويمكن الحصول على المعامل العددى لكل حد من مفكوك المعادلــة ذات الحدين بالطريقة التالية:

١ – يكون المعامل العددى لكل من الحدين: الأول والأخير دائمًا عبـارة عـن الواحـد الصحيح

٢ – يؤخذ أس (س) للحد الأول أى (ن)، ويمثل هـذا الرقـم المعـامل العـددى للحـد الثانى.

٣ – يضـرب المعـامل العـددى للحـد الثـانى فـى أس (س) لهـذا الحـد، أى (ن–١) ويقسم على ٢ ليعطى المعامل العددى للحد الثالث.

٤ – يضرب المعامل العددى للحــد الثـالث فـى أس (س) لهـذا الحـد، أى (ن–٢)، ويقسم على ٣ ليعطى المعامل العددى للحد الرابع . . وهكذا.

هذا .. ويعنى مفكوك هذه المعادلة أنــه يوجـد تركيـب وراثـى واحـد، يحتـوى علـى

الاليلات العشرة التى تزيد من الصفة، وعشرة تراكيب وراثية، يحتوى كل منها على تسعة آليلات من تلك التى تزيد من الصفة، وآليل واحد من تلك التى تنقص من الصفة، و ٤٥ تركيبا وراثيًا، يحتوى كل منها على ثمانية آليلات، من تلك التى تزيد من الصفه، وآليين من تلك التى تنقص من الصفة وهكذا ويكون المجموع الكلى لنسب التراكيب الوراثية هو ١٠٢٤، وهو الذى يمكن الحصول عليه – أيضا – من المعادلة ٤ن حيث تمثل (ن) عدد أزواج العوامل الوراثية الخليطة فى الجيل الأول؛ وبذا يكون مجموع النسب فى هذا المثال ٤° = ١٠٢٤

مثلث باسكال

يمكن الاستعانة بمثلث باسكال Pascal's Triangle المبين أدناه فى تحديد نسب الانعزالات فى الجيل الثانى، حيث يكون كل معامل عددى عبارة عن مجموع المعاملين العددين الموجودين أعلاه على اليمين واليسار كما يلى

عدد الآليلات	المعاملات العددية للفئات المظهرية
١	١ ١
٢	١ ٢ ١
٣	١ ٣ ٣ ١
٤	١ ٤ ٦ ٤ ١
٥	١ ٥ ١٠ ١٠ ٥ ١
٦	١ ٦ ١٥ ٢٠ ١٥ ٦ ١
٧	١ ٧ ٢١ ٣٥ ٣٥ ٢١ ٧ ١
٨	١ ٨ ٢٨ ٥٦ ٧٠ ٥٦ ٢٨ ٨ ١

ومن الطبيعى أنه لا يستعمل من المعاملات العددية بالمثلث، إلا ما يقابل العدد الزوجى من الآليلات، وهو الذى يمثل عدد أزواج العوامل الوراثية التى تتحكم فى الصفة. فلو أن الصفة يتحكم فيها مثلاً – ٣ أزواج من العوامل الوراثية نبحث فى المثلث مقابل ٦ آليلات، لنجد أن نسب المعاملات العددية للفئات المظهرية هى ١ ٦ ١٥ ٢٠ ١٥ ٦ ١

توزيع الانعزالات المظهرية فى الجيل الثانى

تتأثر طريقة توزيع الانعزالات المظهرية للصفات الكمية – فى الجيل الثانى بعوامل كثيرة، نذكر منها ما يلى

١ – عدد الجينات التى تتحكم فى الصفة

٢ – كون هذه الجينات ذات سيادة غير تامة، أم سائدة

٣ – كون الجينات مرتبطة، أم تتوزع توزيعًا حرًّا

٤ – كون الجينات متساوية فى تأثيرها فى الصفة، أم غير متساوية

٥ – وجود علاقة تفوق بين الجينات المتحكمة فى الصفة، والجينات الأخرى فى النبات أو عدم وجودها.

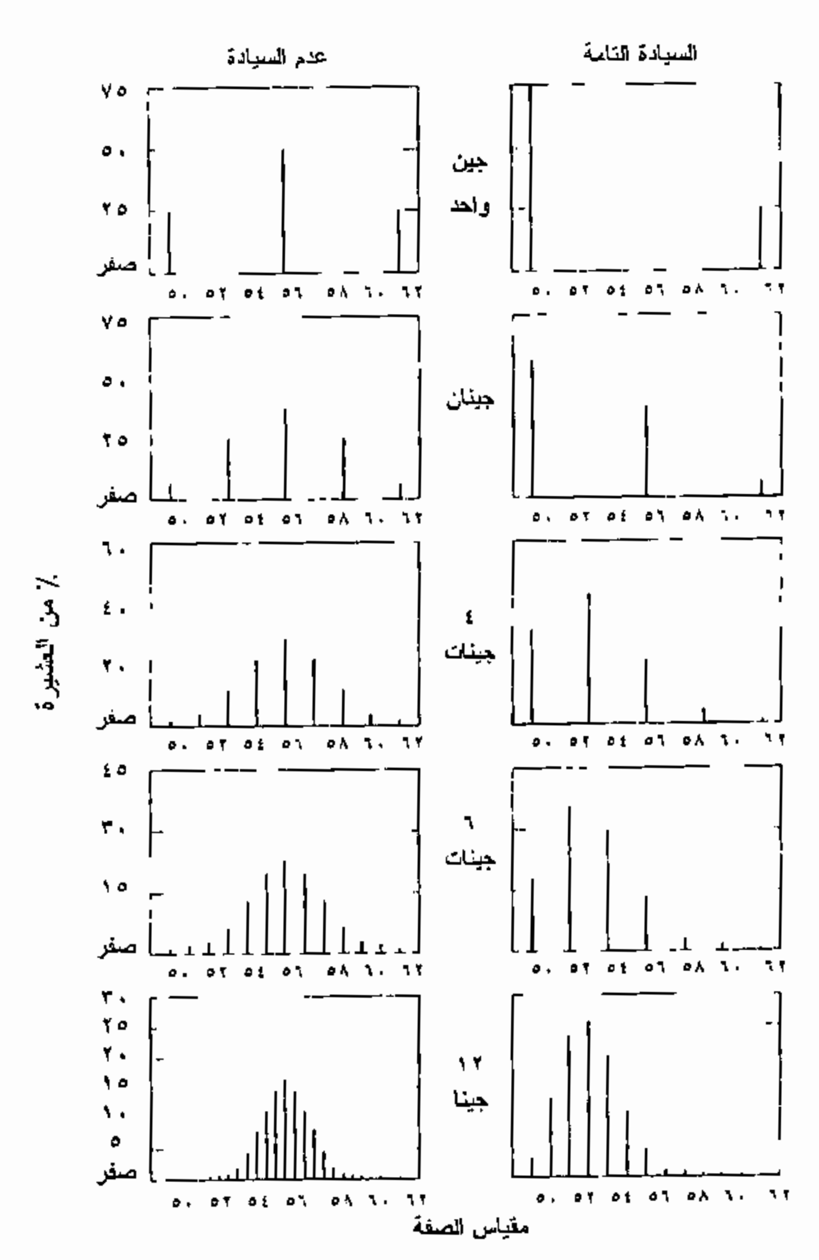
٦ – كون الجينات المتحكمة فى الصفة تتأثر بجينات أخرى محورة، أم لا تتأثر

٧ – مدى نفاذية الصفة penetrance، ودرجة التعبير عنها experssivity فى التراكيب الوراثية المختلفة

٨ – مدى تأثر الصفة بالعوامل البيئية

وأغلب الظن أن كثيرًا من هذه العوامل تتداخل فى التأثير على الصفات الكمية، بل أن السلوك الوراثى للجينات المتحكمة فى الصفة الواحدة قد يختلف من جين إلى آخر، وهو ما يعد أقصى درجات التعقيد

وتعد أبسط الحالات .. تلك التى تكون فيه الجينات المتحكمة فى الصفة غير مرتبطة ببعضها، ومتساوية فى تأثيرها، ولا تتفاعل مع الجينات الأخرى فى النبات أو تتأثر بها، وذات نفاذية تامة، وتعبر عن نفسها بوضوح وبدرجة واحدة، ولا تتأثر بالعوامل البيئية. وإذا توافرت كل هذه الشروط – وهو أمر نادر الحدوث – فإن الانعزالات التى تحدث فى الجيل الثانى تكون مماثلة لتلك التى فى شكل (١–١) الذى تظهر به التوزيعات فى حالتى غياب السيادة (التوزيعات التى على الجانب الأيسر من الشكل)، والسيادة التامة (التوزيعات التى على الجانب الأيمن من الشكل). وعندما تكون الصفة بسيطة – أى يتحكم فيها جين واحد – وعندما تكون الصفة كمية ويتحكم فيها ٢، أو ٤، أو ٦، أو ١٢ جينًا (التوزيعات من أعلى إلى أسفل فى الشكل).



شكل (١-١) التوزيعات المتوقعة فى الجيل الثانى لصفة يتحكم فيها (من أعلى لأسفل فى الشكل) ١، و ٢، و ٤، و ٦، و ١٢ جينًا فى حالتى السيادة التامة (العمود الأيمن)، وغياب السيادة (العمود الأيسر) علمًا بأن درجة توريث الصفة ١٠٠٪ (عن Allard ١٩٦٤)

ويتضح من هذه التوزيعات، ما يلي:

١ – عندما تكون الصفة ذات سيادة غير تامة فإن التوزيعات تكون متساوقة، أى متماثلة ومنتظمة حول الشكل المظهرى، الذى يأخذ القيمة الوسطية، والذى يكون توزيعه أعلى التوزيعات، ويكون كل شكل مظهرى معبّرا عن تركيب وراثى، أو مجموعة من التراكيب الوراثية التى تتساوى فى عدد الآليلات التى تؤثر فى الصفة ويمكن الحصول على هذه التوزيعات من مفكوك المعادلة ذات الحدين، أو باستخدام مثلث باسكال

وبينما يمكن تمييز فئات التوزيعات المختلفة فى الصفات البسيطة، والصفات التى يتحكم فيها جينان أو ثلاثة جينات فإن فئات التوزيعات تقترب من بعضها مظهريًا – بشدة – كلما ازداد عدد الجينات المتحكمة فى الصفة بحيث يصعب تمييزها عن بعضها، كما تأخذ شكل منحنى التوزيع الطبيعى.

ويصاحب كل زيادة فى عدد الجينات المتحكمة فى الصفة نقص كبير فى نسبة الأفراد المشابهة للأبوين، الأمر الذى يستلزم زراعة عدد كبير من نباتات عشيرة الجيل الثانى للحصول على نبات واحد أصيل فى الصفة ومماثل لأحد الأبوين.

٢ – عندما تكون الصفة سائدة سيادة تامة فإن التوزيعات تكون منحرفة أو مائلة skewed نحو الشكل المظهرى للآليلات السائدة. وبينما تزيد عدد فئات التوزيعات المظهرية مع زيادة عدد الجينات المتحكمة فى الصفة .. فإن عدد الفئات يبقى أقل مما فى حالة غياب السيادة عند نفس العدد من الجينات. ويكون من السهل تمييز الفئات المظهرية عن بعضها فى الصفات التى يتحكم فيها من ١–٤ جينات، إلا أن فئات التوزيعات تتقارب مع بعضها، ويصبح من الصعب تمييزها بعد ذلك.

وكلما ازداد عدد الجينات المتحكمة فى الصفة .. بدا التوزيع أقرب إلى التوزيع لطبيعى، أى كلما قل وضوح الجنوح ظاهريًّا، ذلك لأن نسب الفئات التى تتجمع فيها لآليلات المتنحية تنخفض بشدة، بحيث لا تمثل شيئًا يذكر إلى جانب بقية العشيرة تى تبدو طبيعية إلى حد ما فى توزيعها برغم أنها تكون منحرفة – بشدة – نحو الصفة السائدة.

ويلاحظ – أيضا – أن الفئات المظهرية المنعزلة لا تمثل تراكيب وراثية متشابهة، بسبب وجود السيادة

أساليب الإحصاء البيولوجي المستخدمة فى مجال تربية النبات

يطلق على الطرق المستخدمة فى دراسات الوراثة الإحصائية اسم أساليب الإحصاء البيولوجي biometrical techniques، ويعطى جدول (١-٣) قائمة بأهم الأساليب المستخدمة فى مجال تربية النبات، كما نقدم فى جدول (١-٤) قائمة بالمراجع الأصلية لأهم طرق التحليل الوراثى الكمى المستخدمة

جدول (١-٣) قائمة بأهم أساليب الإحصاء البيولوجي المستخدمة فى مجال تربية النبات (عن Singh & Naryanan ١٩٩٣)

المجال	الأساليب المستعملة
تقييم مدى التباين الكمى	١ – قياسات الانتشار (مثل المدى والانحراف القياسى والتباين ومعامل التباين).
	٢ – مكونات التباين الوراثى.
	٣ – تحليل الترو جلف metroglyph analysis
	٤ – القيمة الإحصائية D^2 (D^2 statistics)
انتخاب التراكيب الوراثية المتميزة	١ – تحليل الارتباط correlation analysis
	٢ – تحليل معامل المسار path coefficient analysis
	٣ – discriminat function analysis.
اختيار الآباء وطرق التربية	
○ تحليل عدة هجن فرديه	١ – تحليل دااليل diallel cross analysis.
	٢ – تحليل داياليل الجزئى partial diallel analysis
	٣ – التحليل الاختبارى line × tester analysis
○ تحليل عدة هجن ثلاثية	١ - الـ triallel analysis
○ تحليل عدة هجن زوجية	١ – الـ quadriallel analysis.
○ تحليل هجن مفردة	١ – الـ general mean analysis
	٢ – الـ biaparental cross analysis
	٣ - الـ triple test cross analysis
تقييم مدى تأقلم الأصناف	١ – الـ stability analysis models

جدول (١-٤): المراجع الأصلية لأهم طرق التحليل الوراثى الكمى.

طريقة التحليل الكمى	المراجع الأصلية
1. Metroglyph analysis	Anderson (١٩٥٧).
2. D^2 statistics	Mahalanobis (١٩٢٨)، وطبقها Rao (١٩٥٢) في مجال تربية النبات.
3. Path coefficient analysis	Wright (١٩٢١)، ثم طبق لأول مرة فى مجال تربية النبات بواسطة Dewey & Lu (١٩٥٩).
4. Descriminant function technique	
- Classical selection index	Smith (١٩٣٦).
- General selection index	Hanson & Johnson (١٩٥٧).
- Restricted selection index	Kempthorne & Nordskog (١٩٥٩).
5. Diallel mating design	Jinks (١٩٥٤)، و Hayman (١٩٥٤ أ، ب).
- Hayman's graphical approach	Jinks (١٩٥٤، و ١٩٥٦)، و Hayman (١٩٥٤ أ، ب، و ١٩٥٧).
- Griffing's numerical approach	Griffing (١٩٥٦)
6. Partial diallel cross	Kempthorne (١٩٥٧)، و Kempthore & Curnow (١٩٦١)
7. Line × tester analysis	Kempthorne (١٩٥٧).
8. Triallel analysis	Rawlings & Cokerham (١٩٦٢ أ).
9. Quadriallel analysis	Rawlings & Cokerham (١٩٦٢ ب).
10. Generation mean analysis	
- Six parameter model	Hayman (١٩٥٨).
- Five parameter model	Hayman (١٩٥٨).
- Three parameter model	Jinks & Jones (١٩٥٨).
11. Biparental cross	Comstock & Robinson (١٩٤٨، ١٩٥٢)
12. Triple test cross analysis	Kearsey & Jinks (١٩٦٨).

مراجع هامة فى موضوع هذا الكتاب

تتعدد المصادر الجيدة التى يمكن الرجوع إليها بخصوص الوراثة الكمية، وتربية

الصفات الكمية، ووراثة العشائر، والإحصاء البيولوجي. نذكر من بينها المراجع التالية مرتبه حسب تريخ صدورها

المرجع	سنة النشر
Mather	١٩٤٩
Li	١٩٥٥
Hanson & Robinson	١٩٦٣
Mather & Jinks	١٩٧٧
Edwards	١٩٧٧
Singh & Chaudhary	١٩٧٩
Falconer	١٩٨١
Wricke & Weber	١٩٨٦
Singh & Narayanan	١٩٩٣
Bradshaw	١٩٩٤ (خاص بالنباتات الرباعية التضاعف)
Bos & Caligari	١٩٩٥
Lynch & Walsh	١٩٩٨

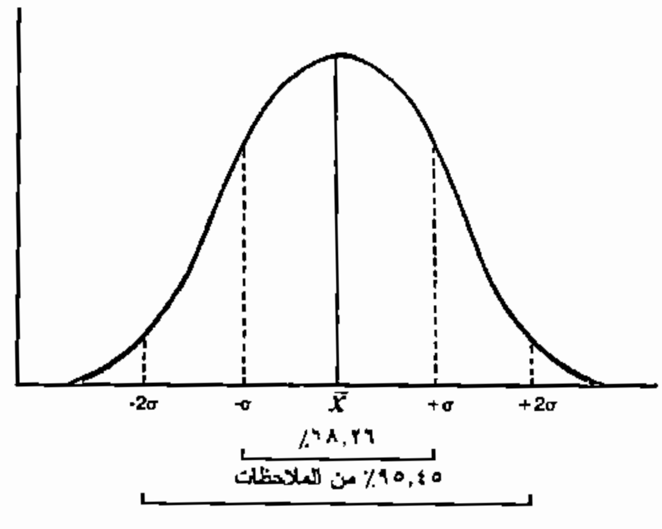
الفصل الثانى

السمات المميزة للصفات الكمية ومعايير وصفها وراثيًا

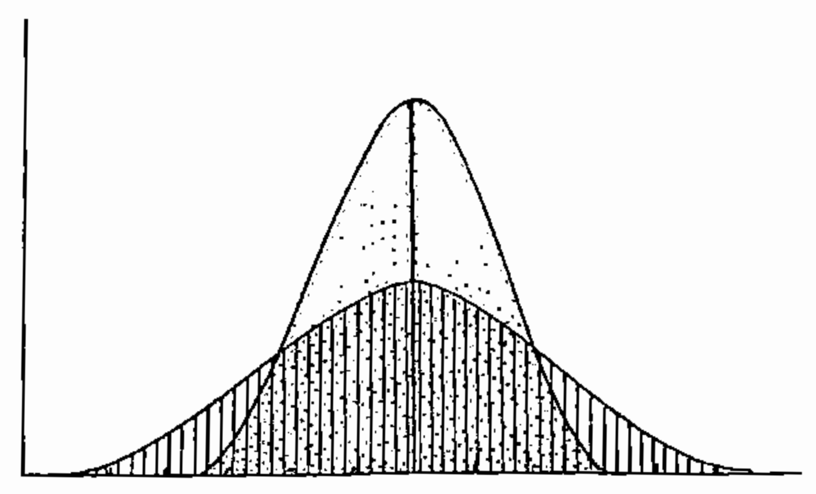
السمات المميزة للصفات الكمية

التوزيع الطبيعى

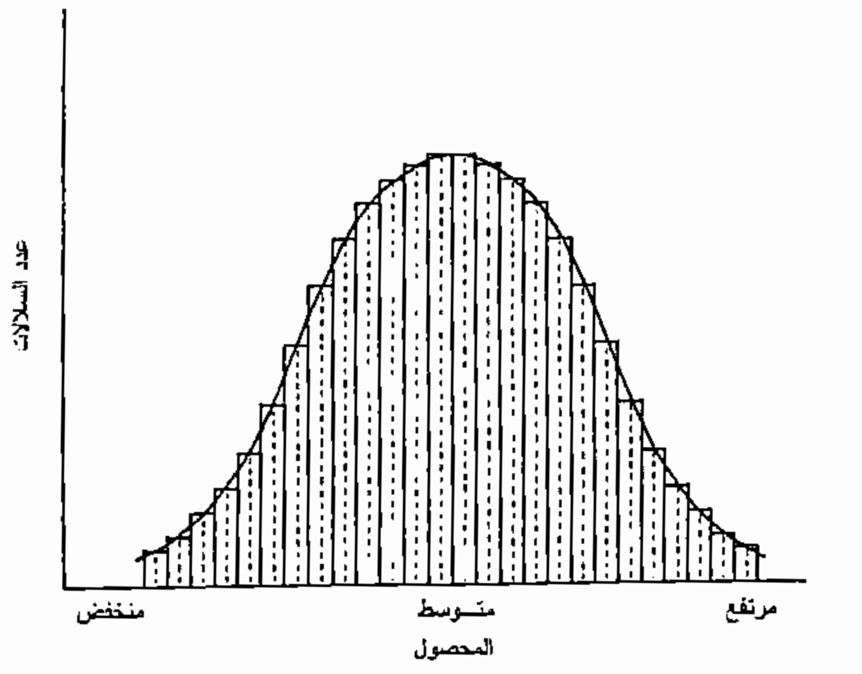
إن أهم ما يميز الصفات الكمية أن توزيعها فى العشائر الطبيعية يتبع المنحنى الطبيعى (شكل ٢-١)؛ بمعنى أن ٦٨,٢٦٪ من الأفراد تقع قيمها بين متوسط العشيرة ($\bar{x}$) ± الانحراف القياسى للعشيرة، وأن ٩٥,٤٥ من الأفراد تقع قيمها بين $\bar{x}$ ± ضعف الانحراف القياسى، ولا يؤثر الاختلاف فى قيمة الانحراف القياسى (شكل ٢-٢) فى التوزيع الطبيعى للأفراد فى العشيرة. وعمليًا .. فإننا لو أخذنا عينة عشوائية من السلالات من عشيرة متباينة وراثيًا فى صفة كمية - ولتكن صفة المحصول - وقسمنا أفراد تلك العينة إلى مجموعات دقيقة متباينة فى توزيعها فإنها تعطى منحنى ناقوسيًا كما يظهر فى شكل (٢-٣).



شكل (٢-١): منحنى التوزيع الطبيعى.



شكل (٢-٢) منحنى التوزيع الطبيعي في حالتي تجمع معظم القيم حول المتوسط (حيث يكون الانحراف القياسي صغيرًا . التوزيع المنقط)، وانتشار القيم بعيدًا عن المتوسط (حيث يكون الانحراف القياسي كبيرًا التوزيع ذو الخطوط العمودية)



شكل (٢-٣) التوزيع الطبيعي لعينة عشوائية من السلالات من عشيرة متباينة وراثيًا في صفة كمية عندما تقسم أفراد العينة إلى مجموعات دقيقة في توزيعاتها فإنها تعطي منحنى ناقوسيًا

الفروق بين الصفات الكمية والنوعية

تظهر فى جدول (٢-١) الفروق الرئيسية التى تميز الصفات الكمية عن الصفات النوعية

جدول (٢-١) الفروق الرئيسية بين الصفات النوعية والكمية

الخاصية	الصفات النوعية	الصفات الكمية
التباين	غير مستمر	مستمر
تأثير الجينات المفردة	كبير ومميز	صغير وغير مميز
عدد الجينات المتحكمة فى الصفة	واحد أو عدد قليل	عدة جينات
إمكانية التقسيم إلى فئات واضحة	ممكن	غير ممكن
تأثير العوامل البيئية	قليل	كبير
التحليل	يعتمد على النسب والتكرار	يعتمد على المتوسطات والتباينات والتباينات المشتركة
القياسات المترية	غير ممكنة	ممكنة
الثبات	عال	منخفض

الانعزالات الوراثية فى الصفات الكمية

يتوقف عدد التراكيب الآليلية المنعزلة فى مختلف الأفراد بأى عشيرة على عدد آليلات الجين الواحد فى العشيرة، فمثلاً نجد فى الأفراد ثنائية المجموعة الكروموسومية، ما يلى.

- عند وجود آليلان (A_1، و A_2) يمكن أن تتواجد بالعشيرة ٣ تراكيب آليلية، هى: A_1A_1، و A_1A_2، و A_2A_2
- عند وجود ٣ آليلات . يمكن أن تتواجد بالعشيرة ٦ تراكيب آليلية، هى: A_1A_1، و A_1A_2، و A_2A_2، و A_1A_3، و A_2A_3، و $A A_3$
- عند وجود ٤ آليلات . يصبح عدد التراكيب الآليلية التى يمكن تواجدها (١٠)
- عند وجود ٦ آليلات يصبح عدد التراكيب الآليلية الممكنة (٢١)
- عند وجود ن من الآليلات يصبح عدد التراكيب الآليلية الممكنة [ن(ن+١)/٢]

وبالإضافة إلى الزيادة المضطردة فى عدد التراكيب الآليلية الممكن انعزالها بزيادة عدد

آليلات كل جين، فإن الأمر يزداد تعقيدًا في الصفات الكمية التي يتحكم في كل منها عدة جينات، وقد يكون لكل منها عدة آليلات، ويزداد عدد التراكيب الوراثية الممكنة إلى أرقام فلكية عندما تكون النباتات متضاعفة (رباعية أو سداسية أو ثمانية المجموعة الكروموسومية .. إلخ)

وتجدر الإشارة إلى أن الأرقام التي ذكرناها آنفا هي للتراكيب الوراثية الممكنة. وليست للنسب المحتملة لتواجدها؛ وذلك لأنه لا يشترط تواجد الآليلات المختلفة في العشيرة بنسب متساوية.

معادلات تقدير عدد الجينات المتحكمة في الصفات الكمية

تستخدم بعض المعادلات في تقدير عدد الجينات التي تتحكم في الصفات الكمية، نذكر منها ما يلي

- $$N = \frac{D^2}{8(VF_2 - VF_1)}$$

حيث تمثل N الحد الأدنى لعدد الجينات المتحكمة في الصفة وتمثل D الفرق بين متوسطي الأبوين، و VF_1، و VF_2 تبايني الجيلين الأول والثاني على التوالي، وهي تعرف بمعادلة كاسل ورايت (Castle & Wright ١٩٢١)

وتفترض هذه المعادلة ما يلي:

١ – عدم وجود أي ارتباط أو تفاعل بين الجينات المتحكمة في الصفة

٢ – لكل الجينات درجة واحدة من الأهمية في التأثير في الصفة

٣ – غياب السيادة

٤ يكون أحد الأبوين – فقط هو مصدر جمع الآليلات المؤثرة في الصفة في أحد الاتجاهات

- $$N = \frac{D^2}{8VA}$$

حيث يمثل VA التباين الإضافي الذي يحسب – بدوره – بالمعادلة التالية

$$\tfrac{1}{2} VA = 2VF_2 - (VB_1 + VB_2)$$

حيث يمثل VF_2، و VB_1، و VB_2 تباينات الجيل الثانى، وعشائر التلقيحات الرجعية للأبوين الأول والثانى على التوالى (Mather & Jinks ١٩٧٧).

- $N = 0.25(0.75 - h + h^2)\, D^2 / VF_2 - VF_1$

حيث إن:

$$h = (\bar{F}_1 \times \bar{P}_1) / (\bar{P}_2 - \bar{P}_1)$$

(Burton ١٩٥١).

ويشترط لتطبيق هذه المعادلة جميع الفروض التى أسلفنا بيانها بالنسبة لمعادلة Castle & Wright، ولكن مع افتراض أن لكل الجينات درجة واحدة من السيادة بدلاً من غياب السيادة

هذا .. ولا يكون من المطلوب – غالبًا – تقدير عدد الجينات التى تتحكم فى الصفات الكمية، ذلك لأن دراستها والتعامل معها يأخذ أبعادا أخرى، هذا .. فضلاً عن أن تقديرات عدد الجينات المتحكمة فى الصفات الكمية – والمتحصل عليها بتطبيق تلك المعادلات – غالبًا ما يكون بعيدًا الحقيقة، نظرًا لعدم التوفر الكامل للفروض التى تلزم لتطبيق المعادلات فى معظم الحالات

القيم والمصطلحات المستخدمة فى وصف الصفات وراثيًا

إن موضوع هذا العنوان يشتمل على جزء كبير مما يتضمنه هذا الكتاب، ولذا فإننا نكتفى حاليًا بمجرد سرد لتلك القيم والمصطلحات، مع شرح موجز لبعضها (عن Singh & Naryanan)، وشرح أكثر تفصيلاً لبعضها الآخر تحت عناوين فرعية فى هذا الجزء، أما يحتاج منها إلى تفاصيل كثيرة . فإننا نتناولها بالشرح فى موضعها المناسب من الفصول الأخرى بهذا الكتاب.

قائمة بالقيم الإحصائية التى تلزم لتقدير القيم المستخدمة فى وصف وراثة الصفات الكمية

١ – المتوسط الحسابى.

٢ – المدى

٣ - الانحراف القياسي Standard deviation (أو SD)، ويحسب كما يلي

$$SD = \sqrt{[\Sigma X^2 - (\Sigma X)^2 / N] / N-1}$$

حيث إن

X = القيم المقيسة (بمكررات أو بدون مكررات)

N = عدد الملاحظات

٤ - التباين variance، وهو مربع الانحراف القياسي

٥ - الخطأ القياسي standard error (أو SE)، ويحسب كما يلي

$$SE = SD / \sqrt{N}$$

٦ - معامل التباين coefficient of variation (أو CV)، ويحسب كما يلي

$$CV = (SD / \bar{x}) \times 100$$

٧ - التباين الوراثي (VG)، والبيئي (VE)، وتباين الشكل المظهري (VP)، وهي التي يمكن الحصول عليها من جدول تحليل التباين

٨ - معاملات الاختلاف لكل من التباين الوراثي (GCV)، والبيئي (ECV)، وتباين الشكل المظهري (PCV)، وهي تحسب كما يلي

$$GCV = \sqrt{VG} / \bar{x}) \times 100$$

$$ECV = \sqrt{VE} / \bar{x}) \times 100$$

$$PCV = \sqrt{VP} / \bar{x}) \times 100$$

٩ - تحليل التباين المشترك

يمكن حساب كل من التباينات المشتركة covariances (أو Cov) الوراثية (Cov G)، والبيئية (Cov E) وللشكل المظهري (Cov P)، كما يلي

$$Cov\ G = MSt - Mse/r$$

$$Cov\ E = Mse$$

$$Cov\ P = Cov\ G + Cov\ E$$

حيث إن

MS = مجموع مربعات الانحرافات مقسومًا على عدد درجات الحرية (mean square)

T، و e، و r تشير إلى ما يخص المعاملات، والخطأ التجريبي، وعدد المكررات على التوالى.

ويسمح تحليل التباين المشترك بتقدير درجة التوارث المشتركة coheritability، كما يلى.

Coheritability (xy) = (Cov G/Cov. P) × 100

١٠ – تحليل الانحدار:

يعتبر معامل الانحدار regression coefficient مقياسًا إحصائيًا لمتوسط العلاقة القائمة بين متغيرين أو أكثر أحدهما غير مستقل والثانى مستقل؛ وبذا . فهو يقيس درجة اعتماد أحد المتغيرات على متغير آخر أو على متغيرين آخرين.

ومن خصائص معامل الانحدار (الذى يُعطى الرمز b)، ما يلى:

أ – يعبر عنه بالوحدات المستعملة فى القياس

ب – يمكن الحصول على معاملين للانحدار بين أى متغيرين (x، و y) حسبما يكون أيهما مستقل وأيهما غير مستقل. فعندما يكون العامل x مستقلاً، و y هى العامل غير المستقل يكون العامل المقدر هو لانحدار y على x (أو b_{yx})، وبالعكس .. يكون العامل المقدر هو لانحدار x على y (أو b_{xy}).

جـ – يكون لكلا العاملين نفس الإشارة؛ فإذا كان b_{yx} موجبًا يكون b_{xy} موجبًا كذلك، والعكس صحيح.

د – إذا كان أحد معاملى الانحدار أكبر من الواحد الصحيح فإن معامل الانحدار الآخر يجب أن يكون أقل من الواحد الصحيح.

هـ – يتساوى المتوسط الهندسى لمعاملى الانحدار مع معامل الارتباط r هكذا:

$$r = \sqrt{b_{yx} \cdot b_{xy}}$$

و – يتساوى المتوسط الحسابى لمعاملى الانحدار مع معامل الارتباط أو يزيد عنه؛ فيكون:

$$(b_{xy} + b_{yx}) / 2 \geq r$$

ويكون معامل الانحدار بسيطًا أو جزئيًا، أو متعددا، وسالبًا أو موجبا، وخطيًا أو غير خطى.

ويحسب معامل الانحدار من نتائج الدراسات التي تكون بغير مكررات، كما يلي:

$$b_{y.} - \Sigma_{.} \quad (\Sigma x \ \Sigma y)/\Sigma y^{2} - (\Sigma y)^{2}$$

$$b \ - \Sigma \ - (\Sigma x \ \Sigma y)/\Sigma x \ - (\Sigma x)$$

كما يحسب معامل الانحدار من نتائج الدراسات التي تكون بمكررات، كما يلي

$$b. \quad Cov \ (xy)/Vx$$

$$b. \quad Cov \ (xy)/Vy$$

حيث إن

Cov هو الـ covariance بين x، و y

Vx، و Vy تباينات x، و y على التوالي

وتختبر معنوية معامل الانحدار باختبار t، ويتطلب الأمر تقدير قيمة t، كما يلي

$$t = b_{.x} / SE(b)$$

وتقارن قيمة t المحسوبة مع القيمة الجدولية عند المستوى المرغوب فيه من المعنوية ودرجات الحرية المناسبة. وتكون قيمة t المحسوبة معنوية إن كانت أعلى من قيمتها الجدولية

ومن أهم استعمالات معامل الانحدار في تربية النبات، ما يلي:

أ – يفيد في تحديد العلاقة بين السبب والتأثير لصفتين أو أكثر

ب – يفيد في تحديد العوامل المؤثرة في المحصول

جـ – يفيد في انتخاب الجيرمبلازم للتمييز بالانتخاب غير المباشر للمحصول من خلال الصفات المستقلة

د – يفيد في التنبؤ بسلوك النباتات المنتخبة في الجيل التالي

١١ - تحليل الارتباط

يشير تحليل الارتباط correlation analysis إلى شدة العلاقة بين متغيرين أو أكثر وتجاهها بالسالب أو بالموجب

يأخذ معامل الارتباط الرمز r، ويحسب معامل الارتباط البسيط، كما يلى:

$$rxy = Cov\,(xy) / \sqrt{(Vx)\ \ (Vy)}$$

حيث إن

rxy – الارتباط بين x، و y

(Cov (xy) = التباين المشترك بين x، و y

Vx، و Vy = تباينا x، و y، على التوالى

تقاس جوهرية الارتباط باختبار t عند ن–٢ من درجات الحرية.

مقارنة بين الارتباط والانحدار

يبين جدول (٢–٢) الفروق الرئيسية بين الارتباط والانحدار

جدول (٢–٢) الفروق بين الارتباط correlation والانحدار regression

الارتباط	الانحدار
١ – يقيس العلاقة المتبادلة بين متغيرين أو أكثر	يقيس العلاقة الوظيفية بين متغيرين
٢ – لا يتضمن علاقة سبب وتأثير	يدل على علاقة سبب وتأثير
٣ – يقتصر على دراسة العلاقات الخطية	يستعمل فى دراسات العلاقات الخطية وغير الخطية
٤ – أحيانًا قد يكون الارتباط عديم المعنى	لا يوجد انحدار عديم المعنى
٥ – يقيس درجة العلاقة بين متغيرين أو أكثر واتجاهها	يقيس درجة اعتماد أحد المتغيرات على متغير آخر أو أكثر
٦ – يكون مستقلا عن وحدة القياس	يعبر عنه بوحدة قياس المتغير

معامل التباين وأهميته

كثيرا ما يكون من المفضل مقارنة مدى تباين العشائر التى تختلف كثيرا فى متوسطاتها، وفى تلك الحالات لا تكون المقارنة على أساس الانحراف القياسى مفضلة لأن العشائر ذات المتوسطات العالية فى صفة ما غالبًا ما يكون انحرافها القياسى عاليا

كذلك، ويفضل حينئذٍ مقارنة العشائر على أساس قيمة معامل الاختلاف coefficient of variation الذى يعبر عن الانحراف القياسى كنسبة مئوية من المتوسط، كما يلى

$C.V. = (SD/\bar{x}) \times 100$

وتجدر الإشارة إلى أن قيمة الـ C.V تكون مستقلة عن وحدات القياس؛ ولذا فإنها تفيد – كذلك – فى التعرف على مدى تباين أفراد العشيرة الواحدة – أو العشائر المختلفة - فى صفات مختلفة

وفى الدراسات البيولوجية يفضل – بصفة عامة – ألاّ يزيد معامل الاختلاف عن ١٠٪

قائمة بالقيم والمصطلحات المستخدمة فى وصف وراثة الصفات الكمية

تستخدم فى وصف وراثة الصفات الكمية القيم والمصطلحات التالية

١ – قيمة السكل المظهرى phenotypic value

هى القيمة المقدرة للصفة فى الفرد الواحد.

٢ – قيمة التركيب الوراثى genotypic value

هى متوسط القيمة المقدرة للصفة (phenotypic value) فى العشيرة

٣ – متوسط تأثير الجين average effect of a gene

هو متوسط تأثير الجين فى موقع ما نتيجة لإحلال أحد الآليلات محل آخر

٤ – قيمة التربية breeding value

هى قيمة أحد الأفراد مقدرة من متوسط قيمة نسله، ذلك لأن قيمة الفرد تتحدد بمتوسط تأثيرات الجينات التى يحملها ويشار إلى تلك القيمة – كذلك - باسم التأثير الإضافى للجينات additive effects of genes

٥ – انحراف السيادة dominance deviation

يستخدم هذا المصطلح مع الإشارة إلى جين واحد، ويعنى به الفرق بين قيمة التركيب الوراثى وقيمة التربية.

٦ – انحراف التفاعل interaction deviation:

هو انحراف التفوق epistatic deviation الذى يحدث نتيجة لتفاعلات غير آليلية

٧ – تباين الشكل المظهرى phenotypic variance (VPh).

هو التباين الكلى الذى يلاحظ فى تجربة ما بالنسبة لإحدى الصفات، أو هو التباين الكلى لقيم الشكل المظهرى فى التجربة.

٨ – تباين التركيب الوراثى genotypic variance (VG).

هو التباين الذى ينتج عن التراكيب الوراثية، أو هو التباين الكلى لقيم التراكيب الوراثية

٩ – التباين الوراثى الإضافى additive genetic variance (VA):

هو تباين قيم التربية، أو هو تباين التأثير الإضافى للجينات، وهو يعد المقياس الرئيسى لمدى تشابه الآباء مع أنسالها، وهو المكون الفاعل فى عملية الانتخاب

١٠ – تباين السيادة dominance variance (VD)

هو التباين الذى يكون مرده إلى التفاعل الآليلى بين الآليلات المنعزلة فى الموقع الجينى الواحد. يقيس هذا التباين سلوك الآليلات فى الفرد الخليط ولا يعد هذا المكون فاعلاً فى عملية الانتخاب، وإنما يستفاد منه فى قوة الهجين

١١ – تباين التفوق epistatic variance أو التفاعل interaction (VI)

هو التباين الذى يكون مرده إلى التفاعل بين آليلات موقعين جينيين أو أكثر من الجينات المنعزلة. ويمكن أن يجزأ هذا التباين إلى مكوناته، مثل:

أ – تباين الإضافة × الإضافة additive x additive (VAA).

ب – تباين الإضافة × السيادة additive x dominance (VAD)

جـ – تباين السيادة × السيادة dominance x dominance (VDD)

وليس لأى من هذه المكونات الجزئية أى دور فى الانتخاب إلا إذا تضمنت تأثيرات إضافية كذلك، أما الباقيات فإن دورهن يستفاد منه فى قوة الهجين.

١٢ – درجة التوريث على النطاق العريض broad sense heritability (اختصارًا BSH).

هى نسبة التباين الإضافى من التباين الكلى، أى إن

$$BSH = (VG / VPh) \times 100$$

١٣ – درجة التوريث على النطاق الضيق narrow sense heritability (ختصاراً NSH) هى نسبة التباين الإضافى من التباين الكلى، أى إن

$$NSH = (VA / VPh) \times 100$$

وتستجيب الصفات ذات درجات التوريث العالية للانتخاب بصورة أفضل من استجابة الصفات ذات درجات التوريث المنخفضة

١٤ – العلاقه بين الجينات وقيمة التركيب الوراثى

يمكن بيان العلاقة بين التراكيب الوراثية وقيمه التركيب الوراتى بالنسبه موقع جينى واحد، كما يلى

التركيب الوراثى genotype	A_1A_1	A_1A_2		A_2A_2
قيمة التركيب الوراثى genotypic value	+ a	d	(u)	-a

حيث إن

u – متوسط قيمة التركيبين الوراثيين الأصيلين (+a، و -a) – صفراً

d – قيمة التركيب الوراثى الخليط، وهى التى تعتمد على درجة السيادة (d/a)

١٥ - درجة السيادة (d/a)

تحسب درجة السيادة كما يلى

أ عندما تكون قيمة d – صفرا تنعدم السيادة (حالة $d/a = 0$)

ب - عندما تكون قيمة d أكبر من الصفر وأقل من a تكون السيادة جزئيه (حالة $0 < d/a$)

جـ – عندما تكون قيمة d مساوية لأى من +a أو -a تكون السيادة تامة (حالة $d/a = 1$)

د - عندما تكون قيمة d أكبر من +a أو أقل من -a تكون السيادة فائقة (حالة $d/a > 1$) (عن Agrawal ١٩٩٨)

١٦ – معامل الارتباط للشكل الظاهرى.

يقدر معامل الارتباط للشكل الظاهرى بين صفتين فى الجيل الثانى حسب المعادلة التالية:

$$rF_2\,xy = CovF_2\,xy \;/\; \sqrt{VF_2\,x \,.\, VF_2\,y}$$

حيث إن

r = معامل الارتباط.

x = قياس إحدى الصفتين.

Cov = التباين المشترك.

y = قياس الصفة الأخرى.

وتختبر جوهرية قيمة r باختبار t، وتحسب قيمة t بالمعادله التالية

$$t = r\;\sqrt{(n-2)(1-r^2)}$$

ويعد الارتباط الإيجابى معنويًا حينما تزيد قيمة t المحسوبة عن قيمتها الجدولية

١٧ – معامل الارتباط للتركيب الوراثى.

يحسب معامل الارتباط للتركيب الوراثى بين صفتين فى الجيلين الأول والثانى حسب المعادلة التالية:

$$rF_2G_{xy} = (Cov.\ xy\ F_2 - Cov.\ xy\ F_1) \;/\; \sqrt{(V_xF_2 - V_xF_1)\ (V_yF_2 - V_x\ F_1)}$$

حيث إن:

Cov. = التباين المشترك.

V =التباين.

x = قياسات إحدى الصفتين.

y = قياسات الصفة الأخرى.

١٨ – معاملات تباين الشكل المظهرى، والوراثى، والبيئى

يوفر تحليل التباين تقديرات لكل من معاملات تباين الشكل المظهرى، والتباين الوراثى، والتباين البيئى، وهى التى تستخدم – بدورها – فى تقدير معامل التباين coefficient of variation (أو CV) لكل منها، كما يلى:

$$PCV = (\sqrt{VP} / \bar{x}) \times 100$$

$$GCV = (\sqrt{VG} / \bar{x}) \times 100$$

$$ECV = (\sqrt{VE} / \bar{x}) \times 100$$

حيث إن

PCV، و PGV، و ECV هى معاملات تباين الشكل المظهرى، والتركيب الوراثى، والبيئى، على التوالى

VP، و VG، و VE هى تباينات الشكل المظهرى، والتركيب الوراثى، والبيئى، على التوالى

$\bar{x}$ - المتوسط

وتعطى القيم النسبية لتلك المعاملات فكرة عن مستوى التباين والاختلافات الموجودة فى العشيرة، وتفسر كما يلى:

أ – إذا كانت قيمة GCV أعلى عن PCV كان ذلك دليلا على قلة تأثر الصفة بالعوامل البيئية، ويكون الانتخاب لتلك الصفات مجديًا

ب – إذا حدث العكس، كان ذلك دليلا على تأثر الصفة بالعوامل البيئية بالإضافة إلى التركيب الوراثى، وقد يكون الانتخاب لتلك الصفات مضللا

جـ – أما إذا كانت قيمة ECV أعلى من كل من GCV، و PCV، كان ذلك دليلا على أن البيئة تلعب دورًا معنويًا فى ظهور الصفة، ولا يكون الانتخاب فى مثل تلك الصفات فعالا (عن Singh & Naryanan ١٩٩٣)

درجة السيادة

تعتبر درجة السيادة degree of dominance مقياسًا لمتوسط سيادة كل الجينات المتحكمة فى الصفة فى أحد الآباء على الجينات التى توجد فى الأب الآخر، وتحسب درجة السيادة بمقارنة المتوسطات المشاهدة لعشائر كل من الجيلين الأول (F_1)، والثانى (F_2)، والتلقيحات الرجعية إلى الأب الأول (B_1) والثانى (B_2) بالقيم المحسوبة التالية (عن Powers وآخرين ١٩٥٠)

المتوسط المشاهد الذى تنسب إليه درجة السيادة	القيمة المحسوبة التى يقارن بها المتوسط المشاهد
$\bar{F}_1$	$(\bar{P}_1 + \bar{P}_2) / 2$
$\bar{F}_2$	$(\bar{P}_1 + 2\bar{F}_1 + \bar{P}_2) / 4$
$\bar{B}_1$	$(\bar{P}_1 + \bar{F}_1) / 2$
$\bar{B}_2$	$(\bar{P}_2 + \bar{F}_1) / 2$

ويلى ذلك تقدير جوهرية الاختلافات بين المتوسطات الحسابية للعشائر (القيم المشاهدة) بالقيم التى تقارن بها (القيم المحسوبة)، باختبار "t" على النحو التالى

$$t = \frac{\text{المتوسط المشاهد} - \text{المتوسط المحسوب}}{\text{الانحراف القياسى للمتوسط المشاهد}}$$

فإن لم يوجد فرق معنوى بين المتوسط المشاهد والمتوسط المحسوب كان ذلك دليلاً على غياب السيادة

أما إذا وجد فرق معنوى بين المتوسطين .. فإن الحالة قد تكون واحدة من ثلاثة كما يلى:

١ - سيادة جزئية إذا كان المتوسط المشاهد للعشيرة بين متوسطها المحسوب، والمتوسط المشاهد لأحد الآباء

٢ - سيادة تامة عندما لا يختلف المتوسط المشاهد للجيل الأول - جوهريًا - عن المتوسط المشاهد لأحد الآباء

٣ - سيادة فائقة Overdominance عندما يزيد المتوسط المشاهد للجيل الأول على الأب الأعلى فى الصفة أو يقل عن الأب الأقل.

دليل السيادة

اقترح استعمال مصطلح دليل السيادة dominance index كبديل لمصطلحات السيادة، والتنحى، والإضافة وتبعًا لهذا الاقتراح فإن دليل السيادة (D) يقدر كما يلى:

$$D = (W - H) / (W - M)$$

حيث إن W، و H، و M هى قيم الشكل المظهرى لكل من: الطراز العادى، والهجين، والطراز الطفرى، على التوالى

وعندما تكون قيمة D مساوية لـ ٠٥٠ فإن ذلك يعنى وجود تأثير إضافى (عن Rhodes وآخرين ١٩٩٢)

القوة النسبية للجينات

تقدر القوة النسبية (P) لمجموعة من الجينات potence ratio (وهو مسمى آخر لدرجة السيادة) بالمعادلة التالية

$$P = (\bar{F}_1 - MP) / ½ (\bar{P}_2 - \bar{P}_1)$$

علما بأن MP هى متوسط الأبوين.

ويستفاد من تقدير القوة النسبية للجينات (P أو potence ratio) فى تحديد طبيعة السيادة واتجاهها، كما يلى:

قيمة P	حالة السيادة
صفر	غياب السيادة
+١ أو -١	سيادة تامة
أقل من +١ إلى أكثر من –١ عد الصفر	سيادة جزئية
أكثر من +١ أو أقل من –١	سيادة فائقة

وفى غياب السيادة يقال بأن الجينات ذات تأثير إضافى (Mather & Jinks ١٩٧٧)

دور الجنوح عن التوزيع الطبيعى

يعتبر الجنوح skewenss عن التوزيع الطبيعى فى عشائر الجيل الثانى دليلا على الانحراف عن التأثير الإضافى للجينات المتحكمة فى الصفات الكمية، وتقدر درجة الجنوح على النحو التالى

درجة الجنوح = ٣ (المتوسط المشاهد للجيل الثانى   القيمة الوسطى median) / الانحراف القياسى للجيل الثانى

يستعمل اختبار "t" لتحديد مدى جوهرية الجنوح المحسوبة، مع حساب قيمة "t" على النحو التالى (عن Snedecor ١٩٥٦)

$$t = \frac{\text{درجة الجنوح}}{\sqrt{\text{٦ن (ن − ١) / (ن − ٢) (ن + ١) (ن + ٣)}}}$$

حيث تمثل (ن) عدد أفراد الجيل الثانى وتدل قيمة الجنوح الموجبة على زيادة عدد الأفراد ذوى القيم الأقل من المتوسط، بينما تدل القيمة السالبة على زيادة عدد الأفراد ذوى القيم الأعلى من المتوسط



الفصل الثالث

طرق تقدير التباين الكمى

يُعد تقدير مدى التباين الكمى لصفة ما فى العشائر التى تبدأ منها برامج التربية أمـرًا هامًا لتحديد مدى صلاحية تلك العشائر كمصدر للصفات المرغوب فيها.

وتستخدم فى تقدير مدى التباين الكمى للصفات الوسائل والطرق الآتية:

- مقاييس الانتشار، مثل المدى range (الفرق بين أعلى وأقل قيمة للصفة بين أفراد العشيرة)، والانحراف القياسى standard deviation، والتباين variance، ومعامل الاختلاف coefficient of variation وقد أسلفنا الإشارة إليها وأوضحنا طريقة حسابها فى الفصل الثانى.
- مكونات التباين الوراثى components of genetic variance . وهى التى نتناولها بالتفصيل فى مواضع أخرى من هذا الكتاب.
- تحليل المتروجلف metroglyph analysis.
- القيمة الإحصائية: D^2
- ونعرض فى هذا الفصل لكل من تحلل المتروجلف والقيمة الإحصائية D^2

تحليل المتروجِلف

يعد تحليل المتروجلف metroglyph analysis طريقة نصف بيانية لتقييم اتجاه الاختلافات المورفولوجية فى عدد كبير من سلالات الجيرمبلازم المسحوبة عشوائيًّا – فى وقت واحد – للدراسة وقد طورت هذه الطريقة بواسطة Anderson فى عام ١٩٥٧.

ومن أهم خصائص الـ metroglyph analysis، ما يلى:

١ – يعتمد التحليل على القيم الإحصائية الأولية (المباشرة)، بما يعنى الثقة فى النتائج بدرجة أكبر

٢ التحليل بسيط جدًا، ويمكن تطبيقه على عدد كبير جدًا من التراكيب الوراثية في آن واحد

٣ يمكن إجراء التحليل من دراسات أجريت بمكررات أو بدون مكررات

٤ يتم تصور أو وصف اتجاه الاختلاف بواسطة صورة رمزية glyph على الرسم البياني

خطوات التحليل

يعتمد التحليل على المتوسطات، ويجرى كما يلى:

١ انتخاب التراكيب الوراثية

قد يتضمن الجيرمبلازم الذى يُراد تقييم اتجاه ما به من اختلافات مرفولوجية سلالات، وأصناف وهجن ويتم انتخاب الجيرمبلازم عادة على ... الاختلافات المورفولوجية أو الجغرافية لعدد من الصفات الكمية

٢ اختبار التراكيب الوراثية المختارة فى تجربة بمكررات (أو بدون مكررات). وقياس مختلف الصفات الكمية، ثم حساب متوسطاتها بكل تركيب وراثى

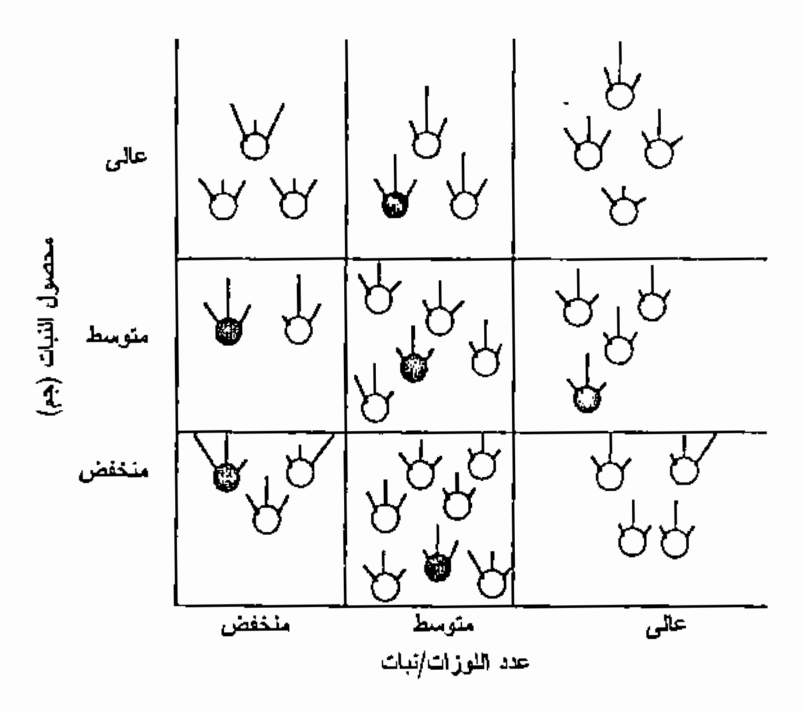
٣ – تقييم الاختلافات بطريقة أندرسون النصف بيانية، كما يلى

أ – وضع الصور الرمزية على الرسم البيانى:

يطلق على دائرة صغيرة – توضح التركيب الوراثى أو السلالة على الرسم البيانى - اسم glyph ولعمل ذلك يتم اختيار صفتين تكثر بهما التباينات المورفولوجية، تستعمل إحداهما على المحور الأفقى، والأخرى على المحور الرأسى، ويحدد موضع متوسط قيم x – لكل تركيب ورثى على الرسم البيانى – مقابل متوسط قيم y وبذا تحتل كل سلالة مكانًا محددًا على الرسم البيانى يعرف باسم glyph ويمكن تمثيل السلالات المحلية والمستوردة بـ glyphs سوداء أو بيضاء ليمكن تمييزها بسهولة

ب – وصف اتجاه الاختلافات.

يتم عرض الاختلافات للصفات المتبقية لكل تركيب وراثى على كل glyph بواسطة أشعة تحتل كل صفة وضع شعاعى محدد. ويتم وصف اتجاه الاختلافات لكل صفة بطول الأشعة ويكون طول الشعاع لأى صفة على الـ glyph قصيرًا أو متوسط الطول أو طويلاً حسب دليل قيمة التركيب الوراثى (شكل ٣–١)



شكل (٣-١) رسم لمتروجلف Metroglyph حللت فيه خمس صفات كمية فى خمسة وثلاثين تركيبًا وراثيًا من القطن، منها ستة تراكيب مستوردة (بالأسود). تبين الأشعة الرأسية وزن اللوزة، والمتجهة إلى اليمين طول التيلة والمتجهة إلى اليسار نسبة الحليج (عن Singh & Naryanan ١٩٩٣).

جـ - عمل مقياس الدليل construction of index score:

يتم تقسيم الاختلافات فى كل صفة إلى ثلاث مجموعات: منخفضة، ومتوسطة، وعالية تُعطى الأرقام ١، و ٢، و ٣ - على التوالى - على مقياس من ١ إلى ٣، وتُحدد قيمة التركيب الوراثى بإضافة تلك القيم لكل الصفات ويعنى ذلك أن الحدين الأعلى والأدنى لقراءات كل فرد تكون ٣ن، و ن - على التوالى - حيث ن هى العدد الكلى للصفات المدروسة.

د - تحليل الاختلافات:

تقسم التراكيب الوراثية إلى المجموعات الثلاث، كما يقسم المحورين الأفقى (السينى) والرأسى (الصادى) إلى ثلاث مجموعات: منخفضة، ومتوسطة وعالية. وبذا يكون الحد الأقصى لعدد المجموعات فى كل تجمع تسع وتحلل الاختلافات لمختلف الصفات داخل المجموعة وبين المجموعات. ويتم اختيار التراكيب الوراثية التى تستعمل

كآباء للهجين فى برامج التربية من المجموعات المختلفة التى تظهر بها تباينات وراثيه واسعة (عن Singh & Naryanan ١٩٩٣)

قيمة D^2 الإحصائية

طورت قيمة D^2 الإحصائيه D^2 Satistics بواسطة P C Mahalanobis فى عام ١٩٢٨، ثم اقترح استعمالها فى تقييم التباينات الوراثية فى دراسات تربية النبات بواسطة Rao فى عام ١٩٥٢ وتعد تلك القيمة غاية فى الأهمية عند الرغبة فى التعرف على مدى الاختلاف بين السلالات التى يُرغب فى اختيارها كآباء للهجن، حيث تزداد قوة الهجين الناتجة كلما ازداد التباعد بين الآباء.

ومن أهم خصائص تحليل D^2، ما يلى:

١ - تمثل تلك القيمة اتجاهًا رقميًا فى تحديد مدى التباعد الوراثى فى مجموعة الجيرمبلازم المختبرة

٢ – يعتمد تقدير الـ D^2 على قيم إحصائية من المستوى الثانى (غير مباشرة)، وبذا فإن الاعتماد عليها لا يكون بنفس قوة الاعتماد على تحليل الـ metroglyph

٣ يعتبر التحليل أصعب فى إجرائه مما فى تحليل المتروجلِفّ

٤ – لا يمكن إجراء التحليل إلا إذا إجرى التقييم فى تجربة بمكررات

٥ - يتم تصور التباعد والتباين الوراثى بواسطة ما يعرف بالرسم العنقودى cluster diagram

خطوات التحليل

يعتمد إجراء التحليل على نتائج تجربة بمكررات كما أسلفنا بيانه، وتزداد الثقة بالنتائج إذا ما أجريت التجربة فى عدة مواقع أو على مدى عدة سنوات

ويجرى التحليل حسب الخطوات التالية:

١ – اختيار التراكيب الوراثية

يعتمد اختيار التراكيب الوراثية على التباينات المورفولوجية أو الجغرافية، وقد تتضمن أصنافًا وسلالات

٢ – تقييم الجيرمبلازم فى تجربة بمكررات وتسجيل القياسات الكمية.
٣ – التحاليل الإحصائية

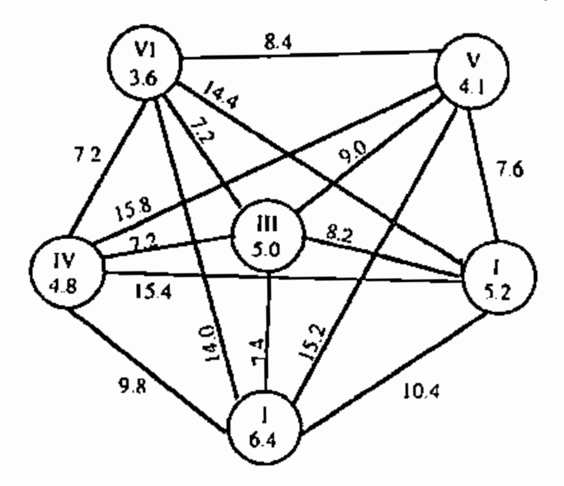
تحسب أولاً تباينات مختلف الصفات، وكذا التباينات المشتركة covariances لمختلف توافقاتها، ثم تحسب قيمة D^2، كما يلي:

أ – حساب قيمة D^2 واختبار معنويتها

تختبر معنوية D^2 مقابل قيم χ^2 الجدولية عند درجة حرية مقدارها p، حيث p هى العدد الكلى للصفات التى تشملها الدراسة وإذا كانت قيمة D^2 المحسوبة أعلى من قيمة χ^2 الجدولية فإنها تعد معنوية، والعكس بالعكس

ب – عمل رسم عنقودى cluster diagram.

يتم عمل الرسم العنقودى بالاستعانة بقيم D^2 تستعمل الجذور التربيعية لمتوسط قيم D^2 فى العناقيد intracluster، وبينها intercluster فى تصميم الرسم العنقودى (شكل ٣-٢، وجدول ٣-١)



شكل (٣-٢) دياجرام عنقودى cluster diagram (عن Singh & Naryanan ١٩٩٣)

يوضح هذا الرسم (شكل ٣-٢) معلومات عن الجوانب التالية:

١ – توصيف التباينات الوراثية بطريقة يسهل فهمها
٢ – يمثل عدد العناقيد clusters عدد المجموعات التى يمكن تقسيم العشيرة إليها على أساس تحليل D^2

٣ – تمثل المسافة بين كل عنقودين مقياسًا لدرجة التباين والاختلاف، فكلما ازدادت المسافة بين عنقودين كلما ازداد التباعد، والعكس بالعكس

٤ – تعد التراكيب الوراثية التى تقع فى عنقود واحد أكثر تقاربا من بعضها البعض عن التراكيب التى تقع فى عنقود آخر، بمعنى أن التراكيب التى تقع معا فى عنقود واحد أقل تباعدا عن تلك التى تقع فى عنقود آخر

٥ – يوفر الرسم معلومات عن العلاقة بين مختلف العناقيد

جدول (٣–١) متوسط قيم D، و D^2 فى العناقيد وبينها لثلاثين تركيبًا وراثيًا وإحدى عشرة صفة فى فاصوليا الأرد (*Vigna mungo*)[أ]

العناقيد	I	II	III	IV	V	VI
I	٤٠,٩٦	١٠٨,٦٠	٥٤.٧٦	٩٦ ٠٤	٢٣١ ٠٤	١٩٦.٠٠
	(٦ ٤٠)	(١٠ ٤٠)	(٧,٤٠)	(٩.٨)	(١٥.٢٠)	(١٤ ٠٠)
II		٢٧,٠٤	٦٧,٢٤	٢٣٧,١٦	٥٧ ٧٦	٢٠٧,٣٦
		(٥,٢٠)	(٨,٢٠)	(١٥ ٤٠)	(٧.٦٠)	(١٤ ٤٠)
III			٢٥,٠٠	٥١,٨٤	٨١,٠٠	٥١,٠٨٤
			(٥,٠٠)	(٧ ٢٠)	(٩.٠٠)	(٧ ٢٠)
IV				١٦,٨٤	٢٤٩ ٦٤	٥١,٨٤
				(٤.٨٠)	(١٥,٨١)	(٧ ٢٠)
V					١٦,٨١	٧٠ ٥٦
					(٤,١٠)	(٨,٤٠)
						١٢,٩٦
VI						(٣ ٦٠)

(أ) القيم التى بين القوسين هى الجذر التربيعى لقيم D^2

وعند اختيار الآباء على أساس قيم الـ D^2 يجب أن يؤخذ فى الاعتبار ما يلى:

١ – المشاركة النسبية لكل صفة فى التباين الكلى

٢ – اختيار العناقيد التى يفصل بينها أكبر مسافة وراثية

٣ – اختيار تركيب وراثى أو اثنان من تلك العناقيد، مع أخذ الصفات الأخرى – مثل المقاومة للأمراض، والتبكير، والجودة ... إلخ – فى الاعتبار.

عندما تلقح التراكيب الوراثية المختارة بكل التوافقات المكنة فإنها قد تعطى انعزالات جيدة.

مزايا تحليل D^2

١ – يساعد فى اختيار الآباء المتباينة وراثيًا لأجل استخدامها فى برامج التربية بالتهجين مع الانتخاب فى النسل.

٢ – يقيس درجة التباين الوراثى بين التراكيب الوراثية، ويحدد نسبة مشاركة كل صفة مقيسة فى التباين الكلى.

٣ – يقيس قوى التباين على مستويين، هما داخل العناقيد، وما بينها

٤ – يوفر تقديرات يمكن الثقة بها بخصوص الاختلافات الوراثية، ويسمح بتقييم عدد كبير من السلالات فى وقت واحد.

مقارنة بين تحليلى المتروجلِف والـ D^2

يشترك تحليل التروجلِف مع تحليل D^2 فى عدد من الأمور، هى أن كليهما مقاييس وصفية، توفر قياسات حول مدى الاختلافات والتباينات الوراثية، ولا يتطلب أية فروض وراثية

أما الاختلافات الرئيسية بين تحليلى المتروجلِف والـ D^2 فهى كما يلى:

تحليل المتروجلف	تحليل D^2
تعتمد التقديرات على قيم إحصائية من المستوى الأول	تعتمد التقديرات على قيم إحصائية من المستوى الثانى
التحليل شديد البساطة	التحليل معقد
التحليل لا يتطلب بالضرورة توفر مكررات	يستلزم التحليل توفر المكررات
التحليل شبه بيانى	التحليل رقمى
توصف التباينات من الـ glyph على الرسم	توصف التباينات من الداياجرام العنقودى

وعادة ما يتم تقييم تباينات الجيرمبلازم أولاً بتحليل المتروجلِف، ثم بالـ D^2 (عن Singh & Naryanan ١٩٩٣).



الفصل الرابع

الارتباط: أنواعه وأهميته في برامج التربية

يعتبر معامل الارتباط correlation coefficient (يأخذ الرمز r) من القيم الإحصائية الهامة للمربى، إذ إنه يبين قوة واتجاه العلاقة بين متغيرين أو أكثر تدل القيم الموجبة على أن المتغيرين المرتبطين يتغيران فى اتجاه واحد، والعكس بالعكس

ومن أهم خصائص معامل الارتباط (r)، ما يلى

١ – يعتبر معامل الارتباط مستقلاً عن وحدة القياس

٢ – يقع بين (–١)، و (+١)

٣ – يقيس شدة العلاقة بين متغيرين أو أكثر، واتجاهها.

ويوجد ثلاثة أنواع من معاملات الارتباط، هى:

١ – بسيط simple أو كلى total

٢ – جزئى partial.

٣ – متعدد multiple.

الارتباط البسيط

تعرف العلاقة ين أى متغيرين بالأسماء التالية:

Simple correlation coefficient

Total correlation coefficient

Zero correlation coefficient

ومن أهم خصائص الارتباط البسيط، ما يلى:

١ – يتضمن متغيرين.

٢ – يأخذ الرمز r_{12}.

٣ تهمل تاثيرات لمتغيرات المستقلة الأخرى
٤ يقدر قيمته من التباينات والتباينات المشتركة
٥ تقل قيمته دائما عن قيمة معامل الارتباط المتعدد

ويعرف ثلاثة أنواع من الارتباط البسيط، هي الخاصة بالشكل المظهرى phenotypic. والتركيب الوراثى genotypic، والبيئى environmental

الارتباط البسيط للشكل المظهرى

يحدد الارتباط البسيط للشكل المظهرى phenotypic correlation العلاقة المباشرة التى تشاهد بين متغيرين، وهو يتضمن تأثيرات الوراثة والبيئة، ولذا فهو يتغير بتغير الظروف البيئية

الارتباط البسيط الوراثى

تعرف العلاقة الموروثة بين متغيرين بأنها ارتباط وراثى genotypic correlation وقد يكون مرد هذا الارتباط إما إلى تأثير متعدد للجينات pleiotropy، وإما لوجود ارتباط بين الجينات، وإما للتأثيرين معا وهو الأمر الغالب ويمكن أن يستدل على وجود تأثير متعدد للجينات إذا ما استمر تواجد العلاقة بين الصفات فى الآباء كما فى الاجيال الانعزالية أما إذا ما تغيرت فى الأجيال الانعزالية فإن ذلك يكون دليلا على وجود ارتباط تم كسره بالعبور وإذا ما كانت جميع الجينات التى توجد بينها ارتباط وراثى مرغوبا فيها فإن ذلك يساعد المربى كثير فى إنجاز مهمته

الارتباط البسيط البيئى

يعتمد الارتباط البيئى environmental correlation – كلية - على العوامل البيئية، وبمعنى آخر فإن مرده يكون إلى تباين الخطأ التجريبى error variance، وهو قليل الأهمية بالنسبة للمربى نظرا لأنه لا يورث

طرق تقدير معاملات الارتباط البسيطة

يمكن تقدير معاملات الارتباط البسيطة والجزئية والمتعددة من بيانات بدون مكررات.

إلا أن معاملات ارتباط الشكل المظهرى، والوراثى، والبيئى لا يمكن تقديرها إلاّ من بيانات بمكررات

وعند حساب الارتباطات البسيطة تحدد أولاً كل توافقات الصفات التى يمكن تقدير ارتباطاتها، وهى = (ن-١)/٢، حيث ن عدد الصفات.

وتختلف طريقة حساب معامل الارتباط البسيط حسبما إذا كانت البيانات المستعملة بمكررات أو بدون مكررات، كما يلى.

أولاً- عندما تكون البيانات بدون مكررات

يحسب معامل الارتباط البسيط باستعمال المعادلة التالية:

$$r = \frac{\Sigma XY - (\Sigma X . \Sigma Y)N}{\sqrt{\Sigma X^2 - (\Sigma X)^2/N . \Sigma Y^2 - (\Sigma Y^2)/N}}$$

حيث إن:

X، و Y: المتغيران.

N = عدد الملاحظات على كل من المتغيرين X، و Y.

ثانيًا- عندما تكون البيانات بمكررات

يتضمن حساب التباين البسيط فى هذه الحالة الخطوات التالية:

١ - تحليل التباين لكل الصفات التى تتضمنها الدراسة.

٢ - تحليل التباين المشترك لكل توافيق الصفات التى تتضمنها الدراسة

٣ - تقدير التباين حسب المعادلة التالية:

$$r = MSPt / \sqrt{MStx . Msty}$$

حيث إن

MSPt = متوسط مجموع حاصل التراكيب الوراثية the mean sum of products of genotypes.

MStx = متوسط مجموع مربع الانحرافات mean square للمعاملات بالنسبة للعامل x

MSty = متوسط مجموع مربع الانحرافات للمعاملات بالنسبة للعامل y

ويتطلب حساب ارتباطات الشكل المظهرى، والتركيب الوراثـــى، والبيئــى الحصول على تقديرات قيم التباين والتباين المشترك لكــل منــها، ثــم تحسـب الارتباطات، كما يلى:

معامل ارتباط الشكل المظهرى (rp) :

$$rp = PCOV_{xy} / \sqrt{PV_x . PV_y}$$

معامل ارتباط التركيب الوراثى (rg)

$$rg = GCOV_{xy} / \sqrt{GV_x \; GV_y}$$

معامل الارتباط البيئى (re).

$$re = ECOV_{xy} / \sqrt{EV_x \; EV_y}$$

حيث إن

$PCOV_{xy}$ = phenotypic covariance لـ x على y.

$GCOV_{xy}$ = genotypic covariance لـ x على y.

$ECOV_{xy}$ = environmental covariance لـ x على y.

PV_x، و PV_y = phenotypic variance لكل من x، و y على التوالى

GV_x، و GV_y = genotypic variance لكل من x، و y على التوالى

EVx، و EVy = environmental variance لكل من x، و y على التوالى

وتحسب تلك التباينات والتباينات المشتركة كما أوضحنا فى موضع آخر

أهمية الارتباط البسيط

يُستفاد من معاملات الارتباط البسيطة فـى بعـض الأمـور فـى برامـج التربيـة، إلاّ أن لاستعمالها محددات

ومن أهم استعمالات معاملات الارتباط البسيطة، ما يلى:

١ – تعطى فكرة عن التباينات المشتركة، أو الوراثة المشتركة لصفتين

٢ – تدل على درجة العلاقة بين صفتين واتجاهها.

٣ – تساعد فى تحديد الصفات المؤثرة فى المحصول عند التربية.

ومن أهم محددات الاستفادة من معاملات الارتباط البسيطة، ما يلى:

١ – تفترض وجود علاقة خطية بين المتغيرات، على الرغم من احتمال عدم صحة ذلك

٢ – تتأثر كثيرًا بالقيم الشاذة

٣ - حساباتها طويلة.

٤ – قد يُساء تفسيرها، نظرا لأن درجات الارتباط العالية لا تعنى بالضرورة وجود علاقة وثيقة بين المتغيرين

الارتباط الجزئى

عندما يحسب معامل الارتباط بين متغيرين (x_1، و x_2) بعد استبعاد تأثير متغير آخر (x_3) أو متغيرات أخرى – بالإبقاء عليها ثابتة constant – فإن ذلك يعرف باسم partial correlation أو net correlation وبالمقارنة فإن تأثيرات العوامل الأخرى تهمل عند حساب الارتباط البسيط

ومن أهم خصائص الارتباط الجزئى، ما يلى:

١ – يتضمن ثلاثة أو أربعة متغيرات

٢ – يأخذ الرمز $r_{12.3}$ أو $r_{12.34}$

٣ يقدر من الارتباطات البسيطة

٤ تقل قيمته دائمًا عن قيمة الارتباط المتعدد

٥ لا تهمل تأثيرات المتغيرات الأخرى

٦ - لا يمكن الحصول على (معامل الانحدار coefficient of determination من الارتباط الجزئى

٧ يعرف منه نوعان ارتباط جزئى من الدرجة الأولى first order partial correlation (أو. $r_{12.3}$)، وارتباط جزئى من الدرجة الثانية second order partial correlation (أو $r_{12.34}$) وتختبر معنوياتها مقابل درجات حرية مقدارها (ن–٣)، و (ن–٤) على التوالى

طرق تقدير معاملات الارتباط الجزئى

يحسب الارتباط الجزئى من الدرجة الأولى، كما يلى:

$$R_{12.3} = r_{12} - r_{13}\, r_{23} / \sqrt{(1-r^2_{13})\,(1-r^2_{23})}$$

علمًا بأن r_{12}، و r_{13}، و r_{23} هى تقديرات معامل الارتباط البسيط بين كل من (X_1، و X_2)، و (X_1، و X_3)، و (X_2، و X_3) على التوالى

ويحسب معامل الارتباط الجزئى من الدرجة التالية:

$$R_{12.34} = r_{12.3} - r_{14.3}\ r_{24.3}\ \sqrt{(1-r^2_{14.3})\,(1-r^2_{24.3})}$$

علمًا بأن $r_{12.3}$، و $r_{14.3}$، و $r_{24.3}$ هى تقديرات الارتباط الجزئى من الدرجة الأولى للمتغيرات (١، ٢، ٣)، و (١، ٤، ٣)، و (٢، ٤، ٣)، على التوالى

أهمية الارتباط الجزئى

إن من أهم استعمالات الارتباط الجزئى، ما يلى:

١ – يعطى فكرة أدق عن حقيقة العلاقة بين متغيرين عما يُتحصل عليه من الارتباط البسيط

٢ – لا يهمل التحليل تأثيرات العوامل الأخرى.

٣ – تكون له أهمية كبيرة فى مجال تربية النبات عندما يكون المحصول هو الهدف الرئيسى، وهو الذى يتحكم فيه عدة عوامل.

ومن أهم محددات استعمال الارتباط الجزئى، ما يلى:

١ – يُفترض أن الارتباطات البسيطة المستعملة فى حساب الارتباط الجزئى تعتمد على وجود علاقة خطية بين المتغيرات

٢ – تُدرس تأثيرات العوامل المستقلة واحدة بعد الأخرى وليست معا فى وقت واحد، كما بفرض أن تلك العوامل تكون مستقلة فى تأثيراتها عن بعضها البعض وفى الممارسة الفعلية قد لا يكون ذلك صحيحًا، وقد يوجد تفاعل بين تلك العوامل

٣ – تقل الثقة فى الارتباطات الجزئية كلما تقدمت فى الدرجة، بما يعنى أن

الارتباط الجزئى من الدرجة الثانية لا يعول عليه بنفس قدر الثقة فى الارتباط الجزئى من الدرجة الأولى، الأمر الذى يتطلب زيادة حجم العينات التى تستعمل فى حساب الارتبطات البسيطة التى تستعمل فى حساب الارتباطات الجزئية.

٤ – تتطلب حسابات كثيرة (عن Singh & Naryanan ١٩٩٣).

الارتباط المتعدد

يدرس فى حالة الارتباط المتعدد multiple correlation ثلاثة متغيرات أو أكثر فى وقت واحد، بمعنى أن تأثيرات جميع العوامل المستقلة على العامل غير المستقل تؤخذ فى الاعتبار.

ومن أهم خصائص الارتباط المتعدد، ما يلى:

١ – يتضمن عدة متغيرات.

٢ – يأخذ الرمز $R_{1\,23}$ أو $R_{1\,234}$ ... إلخ، حيث إن R هى معامل الارتباط المتعدد، 1 هى المتغير غير المستقل (مثل x_1)، و 2 ، 3 هى العوامل المستقلة (مثل x_2، و x_3)

٣ – يحسب من الارتباطات البسيطة.

٤ – تكون قيمته – دائمًا – أعلى من قيم كل من الارتباطات البسيطة والجزئية

٥ يحصل على (معامل الانحدار) coefficient of determination مباشرة من الارتباط المتعدد، فهو يساوى R^2.

٦ – تقع قيمته دائمًا بين الصفر والواحد الصحيح، ولا يمكن أن تكون قيمته سالبة

طريقة تقدير الارتباط المتعدد

يقدر الارتباط المتعدد بالمعادلة التالية:

$$R_{1.23} = \sqrt{(r^2_{12} + r^2_{13} - 2\, r_{12}\, r_{13}\, r_{23}) / 1 - r^2_{23}}$$

حيث إن: r_{12}، و r_{13}، و r_{23} هى تقديرات لمعاملات ارتباطات بسيطة

عيوب الارتباط المتعدد

إن من أهم عيوب الارتباط المتعدد، ما يلى:

١ – يفترض وجود علاقة خطية بين العوامل

٢ – يفترض كذلك أن العوامل المستقلة تؤثر على العامل غير المستقل بطريقة مستقلة ؛ أى لا تتفاعل فيما بينها فى التأثير على العامل غير المستقل. بينما قد لايكون ذلك صحيحًا

٣ – يتطلب حسابات كثيرة

مقارنة بين الأنواع المختلفة من الارتباطات

نقدم فى جدول (٤–١) مقارنة بين مختلف أنواع الارتباطات

جدول (٤–١) مقارنة بين الأنواع المختلفة من الارتباطات

وجه المقارنة	الارتباط البسيط	الارتباط الجزئى	الارتباط المتعدد
١ – عدد المتغيرات التى يتضمنها	٢	٣ أو ٤	العديد
٢ – الرمز	r_{12}	$r_{12.3}$ أو $r_{12.34}$	$r_{1.23}$ أو $r_{1.234}$
٣ – عدد أنواعه	٣ أنواع وراثى وشكل مظهرى وبيئى	نوعان درجة أولى ودرجة ثانية	نوع واحد فقط
٤ – إهماله لتأثير العوامل الأخرى المستقلة	يهملها	يأخذها فى الاعتبار	يهملها
٥ – مم يُقدَّر ؟	من التباينات والتبايات المشتركة	من الارتباطات البسيطة	من الارتباطات البسيطة
٦ – حساب معامل التعيين coefficent of determination	لا يمكن الحصول عليه بصورة مباشرة	لا يمكن الحصول عليه بصورة مباشرة	$= R^2$
٧ – القيمة النسبية	تكون دائما أقل من الارتباط المتعدد	تكون أقل من الارتباط المتعدد	تكون دائما أعلى من الارتباط البسيط والجزئى
٨ – الإشارة	قد تكون سالبة أو موجبة	قد تكون سالبة أو موجبة	تكون دائما موجبة

تفسير الارتباطات

نقدم تحت هذا العنوان إجابة على السؤال التالى ماذا تعنى القيم المختلفة المتحصل عليها لمعاملات الارتباط ؟

أولاً: الارتباطات البسيطة

١ - إذا كانت قيمة r معنوية فإن ذلك يعنى وجود علاقة قوية بين الصفتين

٢ - إذا كانت قيمة r سالبة، فإن ذلك يعنى أن الزيادة فى إحدى الصفات تؤدى إلى نقص فى الصفة الأخرى والعكس صحيح وإذا كانت قيمة r موجبة فإن ذلك يعنى أن الزيادة فى إحدى الصفات تؤدى إلى زيادة فى الصفة الأخرى والعكس صحيح.

٣ - إذا كانت قيمة معامل الارتباط الوراثى (rg) أكبر من قيمة معامل ارتباط الشكل المظهرى (rph) فإن ذلك يدل على وجود علاقة وراثية قوية بين الصفتين، إلا أن قيمة الشكل المظهرى تنخفض بالتفاعل المعنوى مع البيئة.

٤ - إذا كانت قيمة معامل ارتباط الشكل المظهرى أكبر من معامل الارتباط الوراثى فإن ذلك يدل على أن العلاقة الظاهرة بين الصفتين لا يكون مردها إلى الجينات فقط، وإنما ترجع - كذلك - إلى تأثير بيئى مناسب لتلك العلاقة.

٥ - إذا كانت قيمة معامل الارتباط البيئى (re) أكبر من كل من معامل الارتباط الوراثى ومعامل ارتباط الشكل المظهرى، فإن ذلك يدل على أن الصفتين تتلازمان بقوة بسبب تأثير مناسب لظرف بيئى خاص، وأن تلك العلاقة قد تتغير فى موقع آخر أو مع التغير فى الظروف البيئية

٦ - إذا كانت قيمة r صفرًا أو غير معنوية، فإن ذلك يدل على أن الصفتين مستقلتان، ولكن إذا كانت قيمتا rg، و rph - كلتاهما - غير معنويتين، فإن ذلك يدل بوضوح على الطبيعة المستقلة للصفتين

ثانياً: الارتباط الجزئى

١ - إذا كانت قيمة معامل الارتباط الجزئى صفرًا كان ذلك دليلاً على أن الارتباط البسيط بين x_1، و x_2 مرده إلى تأثير متغير ثالث x_3، الذى أدت إزالته إلى عدم ظهور ارتباط بين الصفتين.

٢ - إذا كانت قيمة $r_{12.3}$ معنوية دل ذلك على وجود علاقة حقيقية بين المتغيرين x_1، و x_2.

ثالثاً: الارتباط المتعدد

إذا كان الارتباط المتعدد عالى المعنوية فإن ذلك يؤكد أن العامل غير المستقل كان عالى الارتباط بمختلف العوامل المستقلة ويدل معامل الانحدار coefficient of determination - وهو مربع معامل الارتباط الجزئى معبرا عنه كنسبة مئوية - يدل على إسهام مختلف الصفات المستقلة فى قيمة الصفة غير المستقلة

تطبيقات الارتباط فى تربية النبات

توفر دراسات الارتباط فهما أفضل لمكونات المحصول، بما يسهل مهمة المربى فى تحسين المحصول، وخاصة عند التربية بالانتخاب الإجمالى، وذلك بالانتخاب غير الميسر للصفات ذات درجات التوريث العالية التى ترتبط مع صفة المحصول

ومن أهم مدلولات الارتباطات فى تربية النبات، ما يلى:

١ – يكون الارتباط الموجب بين الصفات المرغوب فيها مناسبًا للمربى لأنه يساعده فى تحسين كلتا الصفتين فى آن واحد وفى المقابل فإن الارتباط السلبى بين الصفات المرغوب فيها يعيق فرصة ظهور جميع الصفات المرتبطة بالقدر المرغوب فيه، الأمر الذى يعنى حتمية التوصل إلى الاختيار الوسط الذى يكون الأنسب اقتصاديًا

٢ يمكن تحقيق التحسين الوراثى فى صفة غير مستقلة بممارسة الانتخاب على الصفة المرتبطة بها وراثيًا، ويعرف ذلك باسم الاستجابة المرتبطة correlated response

٣ – يكون الانتخاب للصفات ذات درجات التوريث المنخفضة ممكن عندما تكون تلك الصفات مرتبطة جيدًا بصفات أخرى ذات درجات توريث عالية، أى يجرى الانتخاب فى تلك الحالات بصورة غير مباشرة (عن Singh & Naryanan ١٩٩٣)

الفصل الخامس

طرق انتخاب التراكيب الوراثية المتميزة

يسعى المربى دائمًا – إلى التعرف على التراكيب الوراثية المتميزة لأجل انتخابها وعندما تكون الصفة كمية، فإن ذلك الأمر يعد من أكبر التحديات التى تواجه المربى؛ نظرا لصعوبة التعرف على التراكيب الوراثية التى يُرغب فى انتخابها؛ الأمر الذى يجعل من الطرق الكمية التى تساعد المربى فى انتخاب التراكيب الوراثية المتميزة أمرًا ذا أهمية خاصة

ومن أهم الطرق التى يتبعها المربى ليتمكن من التعرف على التراكيب الوراثية المتميزة، ما يلى:

- تحليل الارتباطات بمختلف أنواعها . وقد كان ذلك موضوع الفصل الرابع
- تحليل مُعامل المسار path coefficient analysis.
- تحليل دالة التمييز discriminant function analysis.

ونعرض فى هذا الفصل لكل من تحليل مُعامل المسار وتحليل دالة التمييز

تحليل مُعامل المسار

يقيس تحليل مُعامل المسار path coefficient analysis التأثيرات المباشرة وغير المباشرة للصفات المستقلة – المرتبطة بصفة غير مستقلة - على تلك الصفة المستقلة .. أى تحديد ما إذا كانت تأثيرات الصفات المستقلة تحدث بصورة مباشرة، أم من خلال تأثيرها على صفات أخرى

ومن أهم سمات تحليل مُعامل المسار، ما يلى:

١ – يقيس سبب العلاقة بين صفتين

٢ – يعتمد التحليل على كل الارتباطات البسيطة الممكنة بين مجموعة من الصفات

٣ - يوضح الرؤية بشأن ما إذا كانت تأثيرات العوامل المستقلة مباشرة، أم غير مباشرة

٤ – يعتمد التحليل على افتراض وجود علاقات خطية وتأثيرات إضافية دون تفاعل بين المتغيرات

٥ يقيس التأثيرات المتبقية residual effects

٦ -- يفيد تحليل المسار في تحديد الصفات المؤثرة في المحصول، وبذا فإنه يفيد في الانتخاب غير المباشر

أنواع مُعاملات المسار

يمكن إجراء تحليل مُعامل المسار على بيانات بمكررات أو بدونها وبينما لا يُحصل من البيانات التي لا تعتمد على مكررات إلاّ على معامل واحد هو معامل المسار البسيط simple path coefficient، فإن البيانات المتحصل عليها من دراسة بمكررات يمكن الحصول منها على ثلاثة أنواع من معاملات المسار، هي الشكل المظهري، والوراثي، والبيئي

مُعامل مسار الشكل المظهري

يحسب مُعامل مسار الشكل المظهري من كل معاملات ارتباطات الشكل المظهري لمجموعة الصفات المدروسة ويقسِّم مسار الشكل المظهري معاملات ارتباطات الشكل المظهري إلى تأثيرات مباشرة، وأخرى غير مباشرة

مُعامل مسار التركيب الوراثي

يحسب مُعامل مسار التركيب الوراثي من كل معاملات ارتباطات التركيب الوراثي لمجموعة من الصفات المدروسة، وهو يُقسِّم تأثير معاملات ارتباطات التركيب الوراثي لتلك الصفات المستقلة على صفة غير مستقلة – ولتكن المحصول – إلى تأثيرات مباشرة وأخرى غير مباشرة

مُعامل المسار البيئي

يعرف معامل المسار الذي يحسب من كل معاملات الارتباطات البيئية بين مجموعة الصفات المدروسة باسم معامل المسار البيئي.

طريقة حساب مُعاملات المسار

يتكون تحليل مُعامل المسار من الخطوات التالية:

١ - اختيار التراكيب الوراثية

يجب أن تتميز التراكيب الوراثية التي يقع عليها الاختيار لتقدير مُعامل المسار بالتباعد الوراثي.

٢ - تقييم التراكيب الوراثية:

يتم تقييم التراكيب الوراثية في تجربة بمكررات وتقاس جميع الصفات الكمية التي يرغب في دراستها.

٣ - التحليل الإحصائي:

يتكون حساب مُعامل المسار من نتائج التجارب ذات المكررات من الخطوات التالية

أ - تقدير التباينات والتباينات المشتركة لكل الصفات وتوافيقها، على التوالي

ب - حساب كل الارتباطات البسيطة الممكنة بين كل الصفات التي تتضمنها الدراسة، وعددها: ن (ن-١)/٢، حيث ن هي عدد الصفات

جـ - يُحسب مُعامل المسار بحساب: التأثيرات المباشرة، والتأثيرات غير المباشرة، والتأثيرات المتبقية

رسم المسار

يلزم لتحليل المسار عمل رسم تخطيطي للمسار path diagram، وفيه يُبقى على إحدى الصفات غير المستقلة - ولتكن صفة المحصول - في إحدى جوانب الرسم، بينما يُبقى على جميع الصفات الأخرى في الجانب الآخر (شكل ٥-١).

ويفيد هذا الرسم التخطيطي فيما يلي:

١ - يصف حالة السبب والتأثير بطريقة مبسطة ويجعل تقديم النتائج بطريقة شيقة، فهو يعطي صورة عينية لحالة السبب والتأثير

٢ - يصف - كذلك - العلاقة بين مختلف الصفات.

٣ - يفيد في فهم الإسهامات المباشرة وغير المباشرة لشتى المتغيرات المستقلة على المتغير غير المستقل

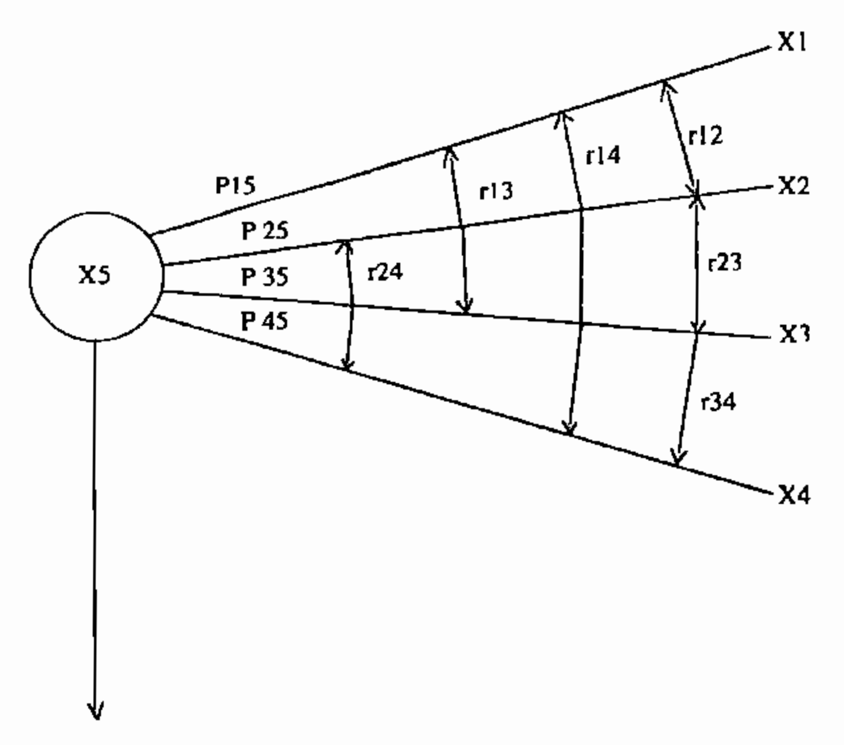
٤ – يفيد في وضع مجموعة من المعادلات التي تستعمل في تقدير التأثيرات المباشرة، كما يلي

$$r_{15} = P_{15} + r_{12} P_{25} + r_{13} P_{35} + r_{14} P_{45}$$
$$r_{25} = r_{12} P_{15} + P_{25} + r_{23} P_{35} + r_{24} P_{45}$$
$$r_{35} = r_{13} P_{15} + r_{23} P_{25} + P_{35} + r_{34} P_{45}$$
$$r_{45} = r_{14} P_{15} + r_{24} P_{25} + r_{34} P_{35} + P_{45}$$

حيث أن

r_{12}، و r_{13}، و r_{14} إلخ هي تقديرات معامل الارتباطات البسيطة بين كل من X_1 و X_2، و (X_1 و X_3)، و (X_1 و X_4) إلخ

P_{15}، و P_{25}، و P_{35}، و P_{45} هي تقديرات التأثيرات المباشرة للمتغيرات X_1، و X_2، و X_3، و X_4 على التوالي على المتغير غير المستقل X_5 (وهو المحصول في هذه الحالة)



شكل (٥–١) رسم تخطيطي للمسار بالاستعانة بمعاملات الارتباط بين المحصول (X_5) وأربعة من مكوناته في فاصوليا الأرد.

حساب التأثيرات المباشرة

يكون لكل صفة مؤثرة على المحصول (لكل مكون من مكونات المحصول) تأثيرات مباشرة، وأخرى غير مباشرة من خلال الصفات الأخرى المؤثرة في المحصول. ويُحصل على التأثيرات المباشرة لكل صفة بحل مختلف المعادلات المبينة أعلاه بالاستعانة بمعاملات الارتباطات البسيطة، أى نحصل منها على تقديرات P_{15}، و P_{25}، و P_{35}، و P_{45} وهى تقديرات التأثيرات المباشرة

حساب التأثيرات غير المباشرة

تُحسب التأثيرات غير المباشرة لأى صفة – وهى التى تكون من خلال صفات أخرى – كما يلى

- التأثيرات غير المباشرة للصفة x_1 (مثلا .. عدد الفروع الرئيسية بالنبات) من خلال

الصفة x_2 (مثلاً عدد الفروع الثانوية) = $r_{12}.P_{25}$

الصفة x_3 (مثلاً عدد القرون بالنبات) = $r_{13}.P_{35}$

الصفة x_4 (مثلاً .. عدد البذور بالقرن) = $r_{14}.P_{45}$

- وبالمثل . فإن التأثيرات غير المباشرة للصفة x_2 من خلال الصفات الأخرى تحسب كما يلى

من خلال الصفة x_1 = $r_{12}\,P_{15}$

من خلال الصفة x_3 = $r_{23}\,P_{35}$

من خلال الصفة x_4 = $r_{24}.P_{45}$

وتُحسب التأثيرات غير المباشرة للصفتين x_3، و x_4 بطريقة مماثلة.

حساب التأثيرات المتبقية

تعد قيمة التأثير المتبقى مقياسًا لدور العوامل المستقلة – التى لم تتضمنها الدراسة – على العامل غير المستقل، وهو يُحسب كما يلى:

$$1 = P^2R_5 + P_{15}\, r_{15} + P_{25}\, r_{25} + P_{35}\, r_{35} + P_{45}\, r_{45}$$

حيث إن P^2R_5 هى مربع التأثير المتبقى

تفسير النتائج

تفسر النتائج على النحو التالى

١ – إذا كان الارتباط بين المحصول وإحدى الصفات يرجع إلى التأثير المباشر للصفة، فإن تلك العلاقة تكون حقيقية، ويمكن تحسين المحصول بالانتخاب المباشر لتلك الصفة

٢ – إذا كان مرد الارتباط إلى تأثيرات غير مباشره بصورة رئيسية لصفات أخرى، فإن الانتخاب غير المباشر لتلك الصفات يكون فعالا فى زيادة المحصول

٣ – إذا كان التأثير المباشر موجبا وعاليًا، لكن الارتباط سالبا، فإنه يلزم فى حالة كهذه الانتخاب المباشر للصفة المرتبطة لتقليل التأثير غير المباشر غير المرغوب فيه

٤ – إذا كانت قيمة التأثير المتبقى متوسطة أو عالية فإن ذلك يكون دليلا على أنه إلى جانب الصفات التى تمت دراستها – توجد صفات أخرى تسهم فى التأثير على المحصول

ويتضح مما تقدم، ما يلى:

١ – يسمح تحليل المسار بالانتخاب غير المباشر لصفه المحصول

٢ - يسمح – كذلك – بالتعرف على الصفات التى قد يكون لها تأثيرات مباشره إيجابية على المحصول، بينما قد يكون لها تأثيرات سالبه غير مباشرة من خلال صفات أخرى

ومن أهم عيوب تحليل المسار أنه يفترض أن لمختلف المتغيرات تأثيرات إضافية على الصفة غير المستقلة، وقد يؤدى الإخلال بذلك الافتراض إلى الوصول إلى نتائج خاطئة

المقارنة بين تحليل معامل المسار وتحليل الارتباطات

نقدم فى جدول (٥–١) مقارنة بين كل من تحليل الارتباطات وتحليل مُعامل المسار.

جدول (٥-١) مقارنة بين تحليل الارتباطات وتحليل مُعامل المسار.

تحليل الارتباطات	تحليل معامل المسار
١ - يقيس العلاقة بين متغيرين أو أكثر	يقيس سبب العلاقة بين متغيرين
٢ - يعتمد التحليل على التباينات والتباينات المشتركة	يعتمد التحليل على كل الارتباطات البسيطة
٣ - لا يوفر معلومات عن التأثيرات المباشرة وغير المباشرة للمتغيرات المستقلة على التغير المستقل	يوفر معلومات عن التأثيرات المباشرة وغير المباشره للمتغيرات المستقلة على المتغير المستقل
٤ - لا يعطى تقديرا للأثر المتبقى	يعطى تقديرًا للأثر المتبقى
٥ - يفترض أن العلاقات خطية والتأثيرات إضافية	يفترض - كذلك - أن العلاقات خطية والتأثيرات إضافية

تحليل دالة التمييز

يعرف تحليل دالة التمييز discriminat function analysis بهذا الاسم نظرا لاعتماده على فصل وتمييز التراكيب الوراثية المرغوب فيها عن غير المرغوب فيها

ومن أهم سمات تحليل دالة التمييز، ما يلى:

١ - يقيس كفاءة توافيق مختلف الصفات - معا - كأساس لعملية الانتخاب، حيث يعتمد مقياس الانتخاب على أخذ عدة صفات فى آن واحد فى الاعتبار عند الرغبة فى تحسين المحصول

٢ - توفر تلك الطريقة معلومات عن مكونات المحصول، وبذا فإنها تفيد فى الانتخاب غير المباشر لتحسينه

٣ - يعتمد التحليل على فرضية العلاقات الخطية والتأثيرات الإضافيه دونما تفاعلات.

٤ - يعتمد التحليل على تقديرات التباينات والتباينات المشتركة.

أنواع دلائل الانتخاب فى تحليل دالة التمييز

تعرف ثلاثة أنواع من دلائل الانتخاب، هى كما يلى:

١ – الكلاسيكى classical

تنطبق عليه ما أسلفنا بيانه من خصائص.

٢ – العام general

يعتمد هذا النظام على متوسطات عدة عشائر فى إعطاء وزن لمختلف الصفات، وهو أكثر الأنظمة استخدامًا فى مجال تربية النبات

٣ – المقيد restricted

يفيد هذا النظام فى تحسين مجموعة من الصفات مع الإبقاء على قيمه الصفات الأخرى دونما تغيير

طريقة حساب دليل الانتخاب

يمكن حساب دليل الانتخاب من البيانات ذات المكررات فقط

يعتمد الحساب على الافتراضات التالية:

١ – الاختيار العشوائى للآباء

٢ – غياب التفاعلات بين التركيب الوراثى والبيئة.

٣ – العلاقات الخطية والتأثيرات الإضافية للصفات التى يتضمنها الدليل

٤ – أن تكون النباتات ثنائية التضاعف

٥ – غياب التأثيرات الأمية (الوراثة السيتوبلازمية).

٦ – غياب الارتباط

٧ - غياب التفوق.

٨ - عدم وجود آليلات متعددة للجينات

٩ -- فرصة بقاء متساوية لجميع التراكيب الوراثية فى العشيرة.

ومن الواضح أن تلك الفروض نادرًا ما تتحق.

ويتطلب حساب دليل الانتخاب ما يلى:

١ – قيم المعاملات coefficient values، أو المعاملات الموزونة weighted coefficients

٢ – التقدم الوراثى المتوقع expected genetic advance

٣ – الكفاءة النسبية relative efficiency

المعاملات المرزونة

تُشير المعاملات الموزونة weighted coefficients إلى الأهمية النسبية لمختلف الصفات في الدليل، ويعبر عن دليل الانتخاب بالصورة التالية.

$$I = b_1X_1 + b_2X_2 + b_3X_3 \quad b_nX_n$$

حيث إن

X_1، و X_2، و X_3، و X_n هى قيم الشكل المظهرى للصفات أرقام ١، و ٢، و ٣، و ن على التوالى

b_1، و b_2، و b_3، و b_n هى الأوزان weights المقابلة لها

تحسب قيم b من سلسلة من المعادلات التى تتضمن التباينات والتباينات المتتركة المناسبة لكل من الشكل المظهرى والتركيب الوراثى وتحسب تلك القيم مستقلة لكل دليل انتخاب يتضمن صفات فردية ومزدوجة وثلاثية وتحل المعادلات بالاستبعاد لكى يحصل على قيم b

وإذا ما كانت لدينا ثلاث صفات والمحصول، فإن المعادلات تكون كما يلى:

$$b_1w_{11} + b_2w_{12} + b_3w_{13} = g_1y$$

$$b_1w_{12} + b_2w_{22} + b_3w_{23} = g_2y$$

$$b_1w_{13} + b_2w_{23} + b_3w_{33} = g_3y$$

حيث إن:

b_1، و b_2، و b_3 = المعاملات الموزونة weighted coefficients

w_{11}، و w_{22}، و w_{33} تباينات الشكل المظهرى للصفات ١، و ٢، و ٣ على التوالى

w_{12}، w_{13}، و w_{23} تباينات الشكل المظهرى المتتركة بين الصفات (١، ٢) و (١، ٣)، و (٢، ٣) على التوالى.

g_1y، و g_2y، و g_3y تباينات التركيب الوراثى المشتركة بين كل من الصفات ١، و ٢، و ٣ والصفة غير المستقلة (صفة المحصول).

التقدم الوراثى المتوقع مع الانتخاب

إن التقدم الوراثى المتوقع expected genetic gain لدالة التمييز (GS_1) يقدر - كذلك

- مفصلا لمختلف دلائل الانتخاب selection indices متضمن صفات فردية، ومزدوجه، وثلاثية، ومتعددة باستعمال المعادلة التالية

$$GS_1 = Z / Q(b_1g_1y + b_2g_2y + \quad b_ng_ny)^{1/2}$$

حيث إن

Z/Q شدة الانتخاب عند ٥٪ (أى عند K = ٢٠٦)

b_1 و b_2، و b_n = هى قيم لمعاملات المرونة للصفات ١، و ٢، و n على التوالى

g_1y، و g_2y، و g_ny هى التباينات المشتركة الوراثية لتلك الصفات مع الصفة غير المستقلة من المحصول

ويحسب التقدم الوراثى بالطريقة المباشرة (GS_2) للصفة غير المستقلة (المحصول) بالمعادلة التالية فقط

$$GS_2 = VG/VP \times K$$

حيث إن VG التباين الوراثى، و VP تباين الشكل المظهرى، و K = الانتخاب التفاضلى selection differential (= ٢٠٦)

الكفاءة النسبية

تحسب الكفاءة النسبية relative efficiency (RE) للانتخاب مستقلة لمختلف دلائل الانتخاب، متضمنة صفات فردية، وزوجية، وثلاثية، ومتعددة باستعمال المعادلة التالية

$$RE = GS_1 / GS_2 \times 100$$

أى إن الكفاءة النسبية يعبر عنها كنسبة مئوية للتقدم الوراثى لدالة التمييز (GS_1) من التقدم الوراثى للانتخاب المباشر (GS_2)، وهى تقيس مدى فاعلية مختلف دلائل الانتخاب. وتعتبر الكفاءة النسبية للانتخاب المباشر للمحصول ١٠٠٪. وإذا ما تفوق أى دليل انتخاب على الانتخاب المباشر فإنه يعد هامًا، كما تعد الصفات التى يتضمنها هذا الدليل من المكونات الرئيسية للمحصول. ويجب إعطاء تلك الصفات وزنا أكبر عند انتخاب التراكيب الوراثية المتميزة

مزايا وعيوب تحليل دالة التمييز

من أهم مزايا تحليل دالة التمييز، ما يلي:

١ – يفيد فى توفير المعلومات عن دلائل المحصول فى برامج التربية ؛ ومن ثم فى الانتخاب غير المباشر للمحصول.

٢ – يمكن تطبيق تلك الطريقة على كل من عشائر الآباء والعشائر المنعزلة.

ومن أهم عيوب تحليل دالة التمييز، ما يلى:

١ – كثرة التعقيدات الحسابية.

٢ – يفيد فقط فى انتخاب النباتات الفردية، وليس على أساس العائلات.

٣ – عدم توفر فروض تطبيق التحليل فى معظم الحالات.

هذا ولا تتبع تلك الطريقة على نطاق واسع فى برامج تربية النبات.

مقارنة بين تحليل مُعامل المسار وتحليل دالة التمييز

نعرض فى جدول (٥–٢) لمقارنة بين كل من تحليل مُعامل المسار وتحليل دالة التمييز (عن Singh & Naryanan ١٩٩٣).

جدول (٥–٢): مقارنة بين تحليل مُعامل المسار وتحليل دالة التمييز.

تحليل معامل المسار	تحليل دالة التمييز
١ – يقيس سبب العلاقة بين متغيرين .	يقيس كفاءة عدة توافيق من الصفات كأساس فى الانتخاب
٢ – يعتمد التحليل على الارتباطات البسيطة الممكنة	يعتمد التحليل على التباينات والتباينات المشتركة
٣ – يقيس التحليل التأثيرات المباشرة وغير المباشرة والمتبقية لمختلف العوامل المستقلة	يقدر منه أهمية (وزن) مختلف المعاملات، والتقدم الوراثى المتوقع، والكفاءة النسبية
٤ – يساعد فى تحديد مكونات المحصول	يساعد كذلك فى تحديد مكونات المحصول
٥ – يعتمد على فرضية العلاقات الخطية والتأثيرات الإضافية	يعتمد – كذلك – على فرضية العلاقات الخطية والتأثيرات الإضافية



الفصل السادس

تحاليل: الداياليل بأنواعها والتلقيحات الاختبارية

تعرف ثلاثة نظم للتزاوج mating designs في دراسات تربية النبات، هي الدائرية (الداياليل) diallel، والدائرية جزئيًا partial diallel، والتلقيحات الاختبارية line x tester crosses وتستخدم تلك النظم على نطاق واسع في برامج التربية لأجل تقييم السلالات من حيث مكونات التباين الوراثي فيها

بداية فإن كلمة داياليل diallel تشير إلى كون التلقيحات تُجرى بطريقة دائرية بين مختلف السلالات المستعملة في الدراسة، ولا علاقة لها بأى آليلات ثنائية - أى إن الكلمة ليست diallele - وبذا فلا يجوز نطقها بالعربية "داى آليل"، كما درجة البعض منا على ذلك.

التلقيح الدائرى (الداياليل)

يعنى بالتلقيح الدائرى diallel cross تلقيح سلالات أو نباتات منتخبة في كل التوافيق الممكنه، ويعرف تقييم مجموعة من تلقيحات الداياليل باسم تحليل الداياليل diallel analysis وقد تتضمن التزاوجات بين النباتات المنتخبة التلقيحات العكسية كذلك

يستعمل تصميم داياليل التزاوجي diallel mating design في تقدير مكونات التباين الوراثي ويتم - أولاً - اختيار مجموعة من التراكيب الوراثية (تسمى الآباء) من عشيرة تكثر فيها الاختلافات الوراثية في الصفة المراد دراستها، مع المحافظة على كل تركيب وراثي منها - بالإكثار بطريق التلقيح الذاتي - حتى يمكن تقييمها فيما بعد يلى ذلك إجراء كل التزاوجات الممكنة بين التراكيب الوراثية (الآباء) المنتخبة، وحصاد البذور التي تنتج من كل تلقيح منفصلة عن التلقيحات الأخرى كما قد تجرى التلقيحات العكسية reciprocal crosses - أيضًا - حيث يستعمل كل تركيب وراثي - في هذه

الحالة – مرة كأب، ومرة أخرى كأم فى كل التزاوجات الممكنة، وتحصد البذور الناتجة من كل تلقيح منها منفصلة أيضا وبالإضافة إلى البذور الناتجة من كل التزاوجات والتزاوجات العكسية الممكنة فإن البذور الناتجة من التلقيح الذاتى لكل تركيب وراثى قد تستخدم هى الأخرى فى التصميم

يتوقف عدد المداخل entries (العشائر الوراثية) التى يتم تقييمها فى تصميم دايالليل على عدد التراكيب الوراثية (الآباء) المنتخبة من العشيرة الأصلية، فإذا كان عددها (ن) يكون:

عدد التزاوجات بينها بدون التزاوجات العكسية = [ن(ن ١)]/٢

ويعنى اعتماد التصميم على عدد قليل من الآباء توقع زيادة كبيرة فى الخطأ التجريبى sampling error فى القيم الإحصائية المحسوبة (قيم القدرة على التآلف)، بينما تؤدى كثرة عدد الآباء إلى صعوبة إجراء دايالليل كامل، أو نصف دايالليل، وقد حدا ذلك بعلماء الوراثة الإحصائية إلى إجراء تصميم يعتمد على تحليل نتائج مجموعة محدودة فقط من التزاوجات، من بين كل التزاوجات الممكنة بين الآباء، حينما يكون عددها كبيرًا

يعتمد تحليل الدايالليل على توفر بيانات عن الصفة المراد قياسها، تؤخذ من تجربة بمكررات مصممة إحصائيًا (يفضل عادة اتباع تصميم القطاعات العشوائية الكاملة Randomized Complete Block Design). وتدخل فى التصميم كل العشائر الوراثية التى يرغب فى استعمالها حسب نوع الدايالليل، وهى التزاوجات مع الآباء، أو بدونها، ومع التزاوجات العكسية، أو بدونها. ويعتبر كل تزاوج أو أب معاملة فى التصميم، تؤخذ منها قراءة واحدة لكل صفة مدروسة من كل مكررة

الدايالليل الكامل

تجرى فى نظام الدايالليل الكامل full diallel كل التلقيحات الممكنة– بما فى ذلك التلقيحات العكسية – بين مجموعة من الآباء، وبذا فإن كل نبات (أو سلالة) يستخدم كأب وكذلك كأم فى مختلف التلقيحات

ومن أهم خصائص الدايااليل الكامل، ما يلي:

١ – يبلغ عدد التلقيحات الفردية فيه $p(p-1)$، حيث p = عدد الآباء.

٢ – يستعمل الدايااليل الكامل حينما تكون الاختلافات بين التلقيحات والتلقيحات العكسية معنوية، وعندما لا يوجد عقم ذكرى أو عدم توافق ذاتي.

٣ – يسمح الدايااليل الكامل بتقدير التأثير الأمي maternal effect.

٤ – يستخدم كل نبات (أو سلالة) كأب وكأم في التزاوجات.

٥ – قد يُحلل الدايااليل الكامل مع تضمين الآباء (عدد الداخل = p^2)، أو بدونها [عدد الداخل = $p(p-1)$] ويسمح تضمين الآباء (حينما لا يوجد فيها عقم ذكرى أو عدم توافق) بتقدير قوة الهجين.

نصف الدايااليل

يستخدم في نظام نصف الدايااليل half diallal كل التلقيحات الممكنة في أحد الاتجاهات فقط.

ومن أهم خصائص نظام النصف دايااليل، ما يلي:

١ – يستعمل كل نبات (سلالة) إما كأب، وإما كأم.

٢ – يلزمه عدد $[p(p-1)/2]$ من التلقيحات الفردية.

٣ – يستخدم حينما لا تكون الفروق بين التلقيحات والتلقيحات العكسية معنوية.

٤ – يمكن تطبيقه حتى ولو كانت بعض السلالات المستخدمة عقيمة الذكر أو عديمة التوافق.

٥ – يمكن إجراء التحليل مع تضمين الآباء [حيث يكون عدد الداخل $p(p+1)/2$] – حينما لا يوجد بها عقم ذكرى أو عدم توافق – حيث يسمح ذلك بتقدير قوة الهجين – أو بدون تضمينها [حيث يكون عدد الداخل $p(p-1)/2$].

الافتراضات الوراثية لتصاميم الدايااليل

يعتمد تحليل تصاميم الدايااليل على الافتراضات الوراثية التالية:

١ – أن تكون النباتات ثنائية العد الكروموسومي.

٢ – غياب التأثير الأمي.

٣ – عدم وجود آليلات متعددة

٤ – أن تكون الآباء أصيلة وراثيًا

٥ - غياب الارتباط

٦ – غياب التفوق

٧ التزاوج العشوائي

هذا ونادرا ما تتحقق كل تلك الافتراضات مجتمعة

ويتم إجراء تحليل الدايالل بإحدى طريقتين، هما:

١ طريقة هيمان البيانية Hayman's graphical method

٢ -- طريقة جريفنج الرقمية Griffing's numerical method

طريقة هيمان البيانية لتحليل الداياليل

إن من أهم خصائص طريقة هيمان البيانية Hayman's graphical method لتحليل دياليل، ما يلي

١ -- تعد طريقة بيانية تتضمن Vr-Wr graph

٢ – يعتمد التحليل على تقديرات مكونات التباين

٣ يعطي تقديرا لستة مكونات، هي كما يلي

D = التباين الوراثي الإضافي

H_1 – تباين السيادة

$H_1[1-(u-v)^2] = H_2$، حيث إن u، و v هي نسب الجينات التي تضيف إلى الصفة (positive) والتي تنقص منها (negative) على التوالي – في الآباء

E = التباين البيئي المتوقع

F – متوسط الـ Fr على امتداد السلسلة array، حيث Fr هو التباين المشترك لتأثيرات الإضافة والسيادة في سلسلة أعداد array واحدة

h^2 = تأثيرات السيادة كمجموع جبرى لكل المواقع الجينية في الأفراد الخليطة في كل التلقيحات

٤ – تستخدم تلك القيم في تقدير قيم العديد من المعايير الوراثية، كما يأتي بيانه

٥ – يتضمن التحليل البيانى الآباء كذلك.

٦ – لا يساعد هذا التحليل فى التعرف على التراكيب الوراثية المتميزة.

القيم التى تقدر من بيانات الجيل الأول للهجن

تستخدم بيانات الجيل الأول للهجن فى تقدير المعايير الوراثية التالية:

١ – متوسط درجة السيادة average degree of dominance (ADH)، وهى تقدر كما يلى:

$$ADH = (H_1/D)\ 1/2$$

وتتخذ قيمة متوسط درجة السيادة كدليل على حالة السيادة، كما يلى:

القيمة	حالة السيادة
صفر	غياب السيادة
> صفر < ١	سيادة جزئية
١	سيادة تامة
١ <	سيادة فائقة

٢ – نسبة الآليلات السائدة والمتنحية فى الآباء، وتقدر بالقيمة التالية:

$$\frac{(4DH_1)^{1/2} + F}{(4DH_1)^{1/2} - F}$$

وتتخذ تلك القيمة كدليل على نسبة الآليلات السائدة والمتنحية فى الآباء، كما يلى:

القيمة	الحالة
١	تتساوى نسبة الجينات السائدة والمتنحية فى الآباء
١ >	توجد نسبة زائدة من الجينات المتنحية
١ <	توجد نسبة زائدة من الجينات السائدة

٣ – عدد مجموعات الجينات التى تتحكم فى الصفة وتظهر سيادة، وهى تساوى: h^2/H^2.

٤ – نسبة الجينات ذات التأثيرات الموجبة (التى تزيد من الصفة) والسالبة (التى تنقص منها) فى الآباء، وهى تساوى: $H_2/4H_1$.

وتكون الآليلات الموجبة والسالبة موزعة بتساوق إذا كانت قيمة تلك النسبة ٢٥ ،

القيم التى تقدر من بيانات الجيل الثانى للهجن

تستخدم بيانات الجيل الثانى للهجن فى تقدير قيم المعابير الوراثية التالية

١ - درجة السيادة

$$[\frac{1}{4}\ (H_1/D)]^{1/2}$$

٢ – نسب الجينات السائدة والمتنحية فى الآباء

$$\frac{\frac{1}{4}\ (4H_1)^{1/2} + (\frac{1}{2})F}{\frac{1}{4}\ (4DH_1)^{1/2} + (\frac{1}{2})F}$$

٣ – عدد مجموعات الجينات التى تتحكم فى الصفة وتُظهر سيادة

$$h^2/H^2$$

٤ – نسبة الجينات ذات التأثيرات الموجبة والسالبة فى الآباء

$$H_2/4H_1$$

تحضير الـ VR-WR Graph

يتم تحضير الرسم البيانى فى طريقة هيمان بمساعدة تباينات الـ arrays (أو Vr) والتباينات المشتركة بين الآباء وأبنائها (Wr) ويعرف هذا الرسم البيانى باسم Vr-Wr graph (شكل ٦ ١). ويعنى بالـ array التلقيحات التى يشترك فيها – جميعا – أحد الآباء

يُحضر رسم بيانى مستقل لكل صفة تبين قيم Vr على المحور الأفقى، وقيم Wr على المحور الرأسى، وتقدر قيم الـ Wri لكل الـ arrays باستخدام المعادلة التالية

$$Wri = (Vri \times VOLO)^{1/2}$$

حيث إن:

Vri = تباين الـ ith array.

VOLO – تباين الآباء

يتم تحديد مواقع قيم الـ Wri مقابل قيم الــ Vr لتحديد الحدود الخارجية للقطع المكافئ parabola.

ولرسم خط الارتداد يلزم الحصول على القيم المتوقعة للـ Wrei، وهى التى يحصل عليها لكل arry بصورة مستقلة بالاستعانة بالمعادلة التالية

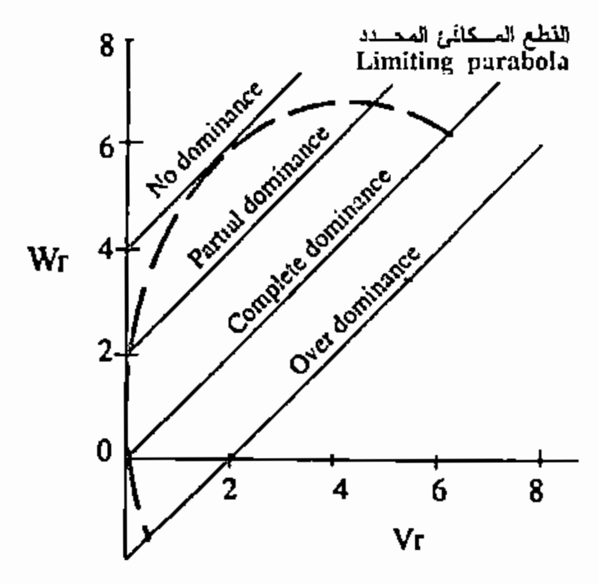
$$Wrei = Wr - b\ Vr + b\ Vri$$

حيث إن

Wr = متوسط تباينيات الـ array

Vr = متوسط التباينات المشتركة للـ array

B = معامل الارتداد



شكل (٦-١): مثال للـ **Vr-Wr graph** (طريقة هيمان البيانية لتحليل الداياليل).

يتم تحديد مواقع تلك القيم مقابل قيم الـ Vr، ثم يُرسم خط مستقيم يمر خلالها، وهو خط الارتداد. ويمكن لخط ارتداد كل صفة أن يمر خلال نقطة تقاطع المحورين الأفقى والرأسى، أو يقطع المحور الأفقى، أو يقطع المحور الرأسى وهو داخل حدود القطع المكافئ، أو يلامس القطع المكافئ ويقطع المحور الرأسى.

الاستنتاجات

يمكن استخلاص الاستنتاجات التالية من رسم هيمان البيانى، تبعًا لموقع خط الارتداد:

١ – يوفر موقع خط الارتداد على الـــ Vr-Wr graph معلومات عن متوسط درجة السيادة كما يلى

أ – عندما يمر خط الارتداد خلال نقطة الأصل (نقطة تلاقى المحورين الرأسى والأفقى)، فإن ذلك يعنى وجود سيادة تامة $(D = H_1)$

ب - عندما يمر خط الارتداد أعلى نقطة الأصل قاطعًا محور الـ Wr، فإن ذلك يكون دليلا على وجود سيادة جزئية $(D > H_1)$

جـ - عندما يمر خط الارتداد أعلى نقطة الأصل ملامسا لحدود القطع المكافئ، فإن ذلك يعنى غياب السيادة

د – عندما يمر خط الارتداد أسفل نقطة الأصل قاطعًا محور الـ Vr، فإن ذلك يكون دليلاً على وجود سيادة فائقة

٢ – تدل مواقع الآباء على امتداد خط الارتداد – على ترتيب السيادة فى الآباء، حيث تحتل الآباء التى تحتوى على عدد أكبر من الجينات السائدة مواقع أقرب إلى نقطة الأصل. بينما تحتل تلك التى تحتوى على عدد أكبر من الجينات المتنحية مواقع أبعد من الأصل هذا بينما تحتل الآباء التى تحتوى على نسب متساوية من الجينات السائدة والمتنحية مواقع وسطية (عن Singh & Naryanan ١٩٩٣)

طريقة جريفنج الرقمية

تعتبر طريقة جريفنج الرقمية Griffing's Numerical Method إحدى طرق تحليل دااليل

وقد قدم جريفنج أربع طرق مختلفة للتحليل، كما يلى:

١ – تلقيح داياليل كامل complete diallel cross (تصميم I).

وفيه يكون عدد العائلات (الداخل) المختبرة = ن^2 (جميع هجن الجيل الأول + الهجن العكسية + الآباء)، حيث ن هى عدد الآباء الداخلة فى التلقيحات

٢ – تلقيح نصف داياليل half-diallel (تصميم II):

وفيه يستغنى عن التلقيحات العكسية، حيث يكون عدد الداخل المختبرة = ن(ن+١)/٢ (أى يجرى التحليل على التلقيحات فى أحد الاتجاهات فقط + الآباء)

٣ – تلقيح داياليل الثالث (تصميم III):

وهو اختبار لا يتضمن الآباء، ولكنه يتضمن الهجن العكسية؛ حيث تكون عدد الداخل المختبرة = ن٢ – ن (أى يجرى التحليل على كل من التلقيحات فى أحد الاتجاهات + التلقيحات العكسية فقط).

٤ – تلقيح داياليل الرابع (تصميم IV):

وهو اختبار لا يتضمن الآباء أو الهجن العكسية؛ حيث يكون عدد المداخل المختبرة = ن(ن–١)/٢ (عن Christie & Shattuck ١٩٩٢).

وتظهر فى جدول (٦–١) مصادر الاختلافات وعدد درجات الحرية الخاصة بها فى مختلف طرق جريفنج لتحليل داياليل.

جدول (٦–١): مصادر الاختلافات ودرجات الحرية لطرق تحليل الداياليل الأربع لجريفنج[أ]

مصادر الاختلافات	الطريقة الأولى ($F_1s + P + R$)	الطريقة الثانية ($F_1s + P$)	الطريقة الثالثة ($F_1s + R$)	الطريقة الرابعة (F_1s)
الكررات replicates	r-1	r-1	r-1	r-1
المعاملات treatments	t-1	t-1	t-1	t-1
gca	p-1	p-1	p-1	p-1
sca	c	c	c-p	c-p
التلقيحات العكسية reciprocals	c	--	c	--
الخطأ التجريبى error	(r-1)(t-1)	(r-1)(t-1)	(r-1)(t-1)	(r-1)(t-1)

أ – دلالات الرموز: F_1s = الهجن فى الاتجاه المباشر، و R = الهجن العكسية، و P = الآباء، و r = عدد المكررات، و t = عدد المعاملات، و p = عدد الآباء، و c = كل التلقيحات المكنة [أى: p(p-1)/2]، و gca = القدرة العامة على التآلف، و sca = القدرة الخاصة على التآلف.

إن من أهم صفات تحليل جريفنج الرقمى، ما يلى:

١ – يعد تحليلاً رقميًا يعتمد على تقدير تباينى القدرة على التآلف وتأثيراتهما.

٢ – يعطى التحليل معلومات عن D، و H خلال تباينى القدرة العامة والقدرة الخاصة على التآلف وتأثيراتهما.

٣ – يمكن إجراء التحليل حتى فى غياب الآباء

٤ – يساعد التحليل فى اختيار الآباء المرغوب فيها والتهجينات المناسبة.

٥ – لا يمكن الحصول على تقديرات لمختلف المعايير الوراثية من هذا التحليل.

نقسم التباينات بين التلقيحات فى الداياليل إلى تباينات بين العائلات غير الشقيقة half-sib families، وتباينات بين العائلات الشقيقة full sib families، علمًا بأنه توجد عائلة غير شقيقة لكل أب (صنف أو سلالة) فى الداياليل ويقدر سلوك العائلات غير الشقيقة بحساب متوسط سلوك كل التلقيحات التى تشترك معا فى أحد الآباء (أحد الأصناف أو السلالات) ويعد التباين بين العائلات غير الشقيقة فى الداياليل تقديرا للقدرة العامة على التآلف أما العائلات الشقيقة فإنها تنتج عن التزاوج بين أبوين (صنفين) معينين، ولذا فإن عدد العائلات الشقيقة فى الداياليل يساوى عدد التلقيحات الفردية التى يتم تقييمها ويستخدم سلوك العائلات الشقيقة فى الحصول على تقدير القدرة الخاصة على التآلف.

يعد التصميم الرابع (التصميم IV) هو أبسط تصاميم داياليل، وهو ما سنلقى عليه مزيدًا من الضوء

تصميم داياليل الرابع (تصميم IV)

يمكن تقدير مكونات التباين الوراثى بتحليل التباين، من تصميم داياليل الرابع الذى يتضمن التلقيحات فقط (جدول ٦-٢) ويمكن تقسيم الاختلافات بين التلقيحات فى الداياليل إلى اختلافات بين عائلات أنصاف الأقارب half-sib families (HS) واختلافات بين عائلات الأقارب التامة full-sib families (FS)، علما بأنه توجد عائلة أنصاف أقارب لكل أب فى الداياليل ويقدر سلوك عائلة من أنصاف الأقارب من المتوسط المحسوب لجميع التلقيحات التى تشترك معًا فى أحد الآباء وتعد الاختلافات بين عائلات أنصاف الأقارب تقديرًا للقدرة العامة على التآلف، أما عائلات الأقارب التامة فهى التى تنتج من تزاوج أبوين لكل منها، وبذا فإن عدد عائلات الأقارب التامة فى تصميم الداياليل يساوى عدد التزاوجات التى يجرى تقييمها ويستعمل سلوك عائلات الأقارب التامة فى تقدير القدرة الخاصة على التآلف.

تعتمد المكونات الوراثية للتباين المتصل بالتباينات المشتركة للعائلات غير الشقيقة (Cov HS)، والعائلات الشقيقة (Cov FS) . تعتمد على التربية الداخلية inbreeding (العامل F) للتراكيب الوراثية للأصناف والسلالات المستعملة فى الداياليل

جدول (٦–٢) تحليل التباين لتلقيح دايليل به [n(n-1)/2] تلقيحا بين عدد n من الآباء، حيث يعبر عن توقعات متوسط مربع الانحرافات expected squares في صورة تباين مشترك covariances (اختصارًا Cov) بين الأقارب

مصدر التباين	درجات الحرية	متوسط مربع الانحرافات	توقعات متوسط مربع الانحرافات
التكرارات (r)	r-1		
التلقيحات	[n(n-1)/2]-1	M_2	$\sigma^2 + r\sigma_c^2$
GCA	n-1	M_{21}	σ^2 + r(Cov FS - 2Cov HS) + r(n-2) Cov HS
SCA	n(n-3)/2	M_{22}	σ^2 + r(Cov FS - 2 Cov HS)
الخطأ التجريبي	(r-1) { [n(rn-1)/2]-1}	M_1	σ^2
المجموع	rn - 1		

GCA القدرة العامة على التآلف، و SCA القدرة الخاصة على التآلف، و Cov FS التباين المرافق لعائلات الأقارب التامة full-sib families، و Cov HS التباين المرافق لعائلات أنصاف الأقارب half-sib families، σ^2 تباين الخطأ التجريبي، و σ_c^2 تباين التلقيحات

وعندما تكون تلك الآباء سلالات عشوائية مرباة تربية داخلية (F = 1)، تحسب المكونات الوراثية كما يلي:

Cov HS = ½ VA + ¼ VAA + (المستويات الأعلى من التفوق الإضافي)

Cov FS = VA + VD + VAA + (المستويات الأعلى من التفوق الإضافي وتفوق السيادة)

وإذا افترضنا عدم وجود أي تفوق، فإن Cov HS يضرب في ٤ للحصول على VA، بينما يحصل على تقدير الـ VD كما يلي

VD = Cov FS - 2 Cov HS = (VA + VD) - 2(½ VA)

وعندما تكون الآباء نباتات غير مرباة داخليًا (F = صفر) – كما في عشائر الجيل الثاني، والـ S_0 –، فإن المكونات الوراثية تحسب كما يلي:

Cov HS = ¼ VA + $^1/_{16}$ VAA + (المستويات الأعلى من التفوق)

Cov FS = ½ VA + ¼ VD + ¼ VAA + (الأنواع الأخرى من التفوق الإضافي وتفوق السيادة)

وبافتراض عدم وجود أي تفوق، فإن الـ Cov HS يضرب في ٤ للحصول على الـ VA، بينما يقدر VD بالمعادلة التالية:

VD = 4(Cov FS - 2 Cov HS) = 4[$^1/_2$ VA + ¼ VD) - 2($^1/_4$ VA)]

مكونات التباين المقدرة وعلاقتها بتقديرات القدرة على التآلف

نجد فى تحليل جريفنج أن التباين الوراثى الإضافى يساوى ضعف تباين القدرة العامة على التآلف، بينما يعادل تباين السيادة تباين القدرة الخاصة على التآلف، كما يلى

VA = 2 Vgca

VD = Vsca

إن مكون القدرة العامة على التآلف هو أساسًا دليل على التباين الإضافى، ولكن إذا ما وجد التفوق فإن القدرة العامة على التآلف سوف تتضمن – كذلك - مكون التباين الإضافى × الإضافى وفى المقابل فإن مكون القدرة الخاصة على التآلف هو أساسًا دليل على تباين السيادة، ولكن إذا ما وجد التفوق، فإن القدرة الخاصة على التآلف سوف تتضمن كذلك – تفاعلات التفوق الإضافى × الإضافى، و الإضافى × السيادة، والسيادة × السيادة

المزايا

أسلفنا الإشارة إلى مزايا تحليل جريفنج والتقديرات التى يمكن حسابها عن طريقه، وهو يعد أنسب تحليل لانتخاب الآباء التى تستعمل فى برنامج لإنتاج الهجن، وفى اختيار طريقة التربية المناسبة للتحسين الوراثى للصفات الكمية.

العيوب

إن أهم عيوب تحليل جريفنج، ما يلى

١ – يفيد التحليل فى اختبار عدد محدود فقط من الآباء فى الوقت الوحد، نظرًا لأن عدد التلقيحات الممكنة [وهو n(n-1)/2] يزداد زيادة كبيرة مع كل زيادة فى عدد الآباء

٢ – نادرا ما تتحقق كل فروض تحليل الداياليل، وخاصة فيما يتعلق بغياب الارتباط والتفوق (عن Singh & Naryanan ١٩٩٣).

مقارنة بين طريقتى هيمان وجريفنج

نعرض فى جدول (٦-٣) مقارنة بين طريقتى هيمان وجريفنج لتحليل الداياليل

جدول (٦-٣): مقارنة بين طريقتى هيمان، وجريفنج لتحليل الداياليل

طريقة هيمان	طريقة جريفنج
١ – طريقة بيانية	– طريقة رقمية
٢ – تعتمد على تقديرات مكونات التباين	– تعتمد على تقديرات تباينات القدرة على التآلف وتأثيراتها
٣ – توفر معلومات عن ستة مكونات (هى D، و H_1، و H_2، و E، و F، و h^2)	توفر معلومات عن D، و H من خلال تباينات القدرة العامة والقدرة الخاصة على التآلف.
٤ – يمكن حساب مختلف النسب الوراثية من المكونات الستة	– لا يمكن حساب أى نسب وراثية
٥ – لا يمكن إجراء التحليل فى غياب الآباء	– يمكن إجراء التحليل حتى فى غياب الآباء
٦ – لا يفيد فى التعرف على التلقيحات المتميزة	– يساعد فى التعرف على التلقيحات المتميزة

تحليل داياليل الجزئى

يعتمد تحليل داياليل الجزئى diallel analysis على إجراء تهجينات محدودة العدد لكل صنف أو سلالة فى الداياليل، وتكون أعداد التلقيحات فى الداياليل هى (ns/2) حيث n = عدد الآباء (الأصناف أو السلالات)، و s = عدد التلقيحات المختارة (جدول ٦-٣).

يوفر تحليل الداياليل الجزئى معلومات عن تباينى القدرة العامة والقدره الخاصة على التآلف، وتأثيرات القدرة العامة على التآلف والمكونين D، و H، لكنها لا تعطى معلومات عن تأثيرات القدرة الخاصة على التآلف.

ومن أهم مزايا تحليل داياليل الجزئى إمكان استعماله مع عدد كبير من الآباء عما يمكن فى تحليل داياليل العادى، إلا أنه أصعب فى حساباته، وأقل دقة فى نتائجه مقارنة بنتائج تحليل داياليل العادى. ويعتمد إجراء تحليل داياليل الجزئى على نفس فروض تحليل داياليل العادى.

هذا .. ويجب ألا يقل عدد التلقيحات المختارة لكل أب (سلالة) عن نصف عدد الآباء (السلالات) المستعملة فى الداياليل، ويجب إذا كان عدد الآباء (n) زوجيًا أن

يكون عدد التلقيحات المختارة (s) فرديًا والعكس صحيح كذلك بتعين تقدير ثـابت (k) أولاً من المعادلة التاليه

$$k = (n+1-s)/2$$

فإذا كانت n = ١٠، و s = ٥، فإن k بتطبيق المعادلة أعلاه = ٣٫٠ أى إن اختيار التلقيحات يجب أن يبدأ بعد ثلاث (3)، كما فى جدول (٦-٤) وفى هذا التحليل لا يوجد سوى ٢٥ تلقيح (هى ١٠ × ٢٫٥ = ٢٥)

جدول (٦-٤) طريقة تخطيط التلقيحات لتحليل دايالل جزئـــي يتضمــن ١٠ ســلالات، و ٥ تلقيحات لكل منها

الآباء (P)	P_1	P_2	P_3	P_4	P_5	P_6	P_7	P_8	P_9	P_{10}
P_1				×	×	×	×	×		
P_2					×	×	×	×	×	
P_3						×	×	×	×	×
P_4							×	×	×	×
P_5								×	×	×
P_6									×	×
P_7										×
P_8										
P_9										
P_{10}										

طريقة التحليل

يتكون تحليل دايالل الجزئي – مثل تحليل دايالل الكامل – من تزاوجـات نصـف شقيقة وتزاوجات شقيقة ويمكن تقسيم التباين بين التلقيحات فـى دايـالل الجزئــي إلى تباين بين العائلات عبر الشقيقة، وتباين بين العائلات الشقيقة ويظهر فى جـدول (٦-٥) نظام تحليل التباين للقدرة على التآلف لدايالل جزئي

جدول (٦-٥): جدول تحليل التباين للقدرة على التآلف لدايالبل جزئى [أ]

مصدر التباين	درجات الحرية	MS	توقعات الـ MS
الكررات	r-1		
gca	n-1	M_1	VE + rVS + [rs(n-2)(n-1)]VG
sca	n(s/2) -1	M_2	VE + rVS
الخطأ التجريبى	(r-1) [(ns/2)-1]	M_3	VE
الكلى	[(rns/2) - 1]		

أ - دلالات الرموز r = عدد الكررات، و n = عدد الآباء (السلالات أو الأصناف)، و s = عدد التلقيحات لكل أب، و VG التباين الإضافى + تباين تفوق الإضافة additive epistasis، و VS = تباين السيادة + تباين التفوق، و VE = تباين الخطأ التجريبى

التقديرات التى يمكن الحصول عليها

إن التباين بين العائلات غير الشقيقة فى تحليل دايالبل الجزئى يعد تقديرا للقدرة العامة على التآلف، بينما يعد التباين بين العائلات الشقيقة تقديرا للقدرة الخاصة على التآلف ويتساوى عدد العائلات الشقيقة فى الدايالبل الجزئى مع العدد الكلى للتلقيحات (أى ns/2)

وتتمثل الفروق الرئيسية بين التلقيحات غير الشقيقة half-sib crosses والتلقيحات الشقيقة full-sib crosses فيما يلى:

أولاً التلقيحات غير الشقيقة

١ - تشترك التلقيحات فى أحد الآباء.

٢ - تعطى تقديرًا للتباين الوراثى الإضافى

٣ - فى حالات السلالات النقية (F = 1)، وفى غياب التفوق، يكون.

Cov HS − ½ VA = Vgca

ثانيًا التلقيحات الشقيقة:

١ - يكون كل تلقيح بين أبوين مختلفين.

٢ - تعطى تقديرًا لكل من التباين الإضافى وتباين السيادة

٣ - فى حالات السلالات النقية (F = 1)، وفى غياب التفوق، يكون:

Cov FS = VA + VD

VD = Cov FS - 2 Cov HS = Vsca

الاستعمالات

يتميز تحليل داياليل الجزئى – مثل تحليل داياليل الكامل – فى إمكان استعماله فى اختيار الآباء المناسبة للتهجينات، وكذلك اختيار طرق التربية المناسبة للتحسين الوراثى فى الصفات الكمية.

التحليل الاختبارى للسلالات

يعد تحليل التلقيح الاختبارى للسلالات line x tester analysis صورة محورة لنظام التلقيح القمى top cross، والفرق بينهما أنه فى حالة التلقيح القمى تستعمل سلالة اختبارية tester واحدة، بينما يستعمل فى حالة الـ line x tester عدة سلالات اختبارية إن الخطوة الأولى فى تقييم قدرات (إمكانيات) السلالات الجديدة هى بتلقيحها مع أب مشترك ومقارنة الهجن الناتجة ويعرف هذا الأب المشترك باسم tester، بينما تعرف الهجن الناتجة باسم التلقيحات الاختبارية test crosses، أو التلقيحات القمية top crosses

الطريقة

يتم فى نظام الـ line x tester اختيار مجموعة من التراكيب الوراثية أو الأصناف لتقييمها، مع استعمال بعضها كآباء (مذكرة) males (أو testers)، وبعضها الآخر كأمهات females (أو lines) ويتم تلقيح كل أب مع كل أم، ولكن دون تلقيح الآباء مع بعضها البعض أو الأمهات مع بعضها البعض كما أن كل أب يلقح مع نفس المجموعة من الأمهات فإذا وجدت عشر سلالات (f)، وخمسة testers (آباء m)، يكون لدينا ٥٠ تلقيحًا للتقييم

المزايا

يمكن بتلك الطريقة تقييم عديد من سلالات الجيرمبلازم فيما يتعلق بتباينى القدرة العامة والقدرة الخاصة على التآلف وتأثيراتهما، والمكونين D، و H.

وهو كذلك – مثل تحليلى داياليل الجزئى والكامل – يساعد فى التعرف على الآباء ذات القدرة العامة على التآلف، وتلك التى لها قدرة خاصة على التآلف، وفى اختيار طريقة التربية المناسبة لتحسين مختلف الصفات الكمية

وتتميز تلك الطريقة بسهولة إجراء حساباتها عن تحليل الداياليل وبأن نتائجها تكون على درجة عالية من الدقة

التحليل

يتم فى هذا التصميم تقسيم التباين بين التلقيحات الفردية إلى ثلاثة أجزاء بين الآباء، وبين الأمهات، والتفاعل بين الآباء والأمهات (جدول ٦-٦)

جدول (٦-٦) جدول تحليل التباين لتحليل line x tester design أ

مصادر الاختلافات	درجات الحرية	MS	توقعات الـ MS
المكررات	r-1		
الآباء males	m-1	M_1	VE + rVfm + rVM
الأمهات females	f-1	M_2	VE + rVfm + rmVf
الآباء × الأمهات	(m-1)(f-1)	M_3	VE + rVfm
الخطأ التجريبى	(r-1)(mf-1)	M_4	VE
المجموع	rmf-1		

أ - دلالات الرموز r = عدد المكررات، و m = عدد الآباء، و f = عدد الأمهات، و Vm تباين الآباء، و Vf تباين الأمهات، و Vmf = تباين التفاعل بين الآباء والأمهات.

التقديرات التى يمكن الحصول عليها

يوجد فى هذا التصميم عائلات نصف شقيقة وعائلات شقيقة، ويأخذ التباين المشترك بين العائلات غير الشقيقة الرمز Cov HSm حينما يكون الأب (المذكر) مشتركا فى كل التلقيحات، والرمز Cov HSf حينما يكون الأب (المؤنث) مشتركًا فى كل التلقيحات وتتشابه مكونات التباين الوراثى المرتبطة بكل من التباينين المشتركين وعندما تكون السلالات المستعملة مرباة داخليًا (n=1)، فإن

Cov HSm (أو) Cov HSf = ½ VA + ¼ VAA + (الطرز الأخرى من التفوق الإضافى)

ويعطى كل من Cov HSm، و Cov HSf تقديرات مختلفة للـ VA.

أما تقدير الـ VD فيحسب من العلاقة التالية.

VD = Cov FS - (Cov HSm + Cov HSf)

وعندما تكون السلالات غير مرباة داخليًا (F=0)، فإن:

$Cov\ HSm$ (أو) $Cov\ HSf = \frac{1}{4} VA + \frac{1}{16} VAA +$ (الطرز الأخرى من التفوق الإضافى)

يوفر هذا التصميم معلومات عن تباينى القدرة العامة والقدرة الخاصة على التآلف وتأثيراتهما، علما بأن:

$Vgca = Cov\ HS = VA$

$Vsca = Cov\ FS - 2\ Cov\ HS = VD$

وتتميز تحليل هذا التصميم ببساطته، وبدقة نتائجه، فضلا عن إمكان تقييم العديد من السلالات (حتى ٥٠ سلالة) فى وقت واحد

الآباء التى تستعمل فى التحليل ومواصفاتها المطلوبة

من أهم الصفات التى يجب أن تتوفر فى الـ tester line، ما يلى

١ – أن تكون ذات خلفية وراثية عريضة، مثل الأصناف غير المتجانسة وراثيًا

٢ – أن تكون على درجة عالية من التأقلم

٣ – ألا يكون محصولها عاليا

٤ – أن تكون صفاتها الأخرى غير متميزة

وأفضل الآباء التى يمكن أن تتوفر فيها تلك الشروط الأصناف التركيبية التى أهملت لصفات رديئة فيها، فمثلاً يصلح الصنف التركيبى الذى يتعرض للرقاد لاختبار قدرة السلالات المختبرة على مقاومة الرقاد ولكن نادرًا ما تتوفر كل تلك الصفات فى tester واحد، ولذا تستخدم سلالات مرباة داخليًا لاختبار أفضل السلالات للهجن الفردية، وهجن فردية لاختبار أفضل السلالات للهجن الثلاثية.

ويحسن فى التقييم الأولى للقدرة على التآلف استعمال سلالة اختبارية واحده أو اثنتين نظرا لتضاعف عدد التلقيحات اللازمة مع كل سلالة اختبارية واحدة إضافية. وعلى المربى أن يفاضل بين تقييم عدد أكبر من السلالات بدرجة أقل من الدقة، أو تقييم عدد أقل من السلالات بدرجة أعلى من الدقة

ويتم سنويًا إدخال السلالات المتفوقة فى الاختبارات التالية، مع زيادة عدد

السلالات الاختبارية؛ بهدف التقييم فى تلقيحات فردية محددة (عن Singh & Naryanan ١٩٩٣).



الفصل السابع

تحاليل الترايااليل، والكوادرايااليل، ومتوسط الأجيال

تستخدم تحاليل الترايااليل، والكوادرايااليل، ومتوسط الأجيال -- كسابقاتها (التحاليل التى شرحت فى الفصل السادس) - فى تقدير مختلف مكونات التباين الوراثى، كما تستخدم - كذلك - فى تحقيق أهداف أخرى تخدم المربى فى اختيار السلالات المناسبة لإنتاج الهجن بمختلف أنواعها

تحاليل ترايااليل

يتبر تحليل ترايااليل triallel analysis إلى تحليل الهجن الثلاثية، وهو يعطى معلومات عن المكونات تباين التفوق، وتباين السيادة، والتباين الإضافى

ومن أهم صفات تحليل الترايااليل، ما يلى:

١ - يتضمن تحليل ترايااليل كل التلقيحات الثلاثية الممكنة بين n من الآباء، وهو يساوى [n(n-1)(n-2)/2]

٢ - يقيس التأثيرات العامة والخاصة للسلالات، ويساعد فى تقرير ترتيب تزاوجات الآباء لأجل إنتاج هجين ثلاثى متميز.

ولأجل إجراء تحليل ترايااليل يتم - بعد اختيار سلالات الآباء - إجراء كل التلقيحات الفردية الممكنة كما فى طريقة داياليل، وهى تساوى n(n-1)/2

ويلى ذلك - فى الموسم التالى - تلقيح كل هجين فردى مع سلالة لا تدخل فى تكوين الهجين الفردى.

مثال إذا كان لدينا خمس سلالات، فإنه يلزم إجراء (٥×٤)/٢ = ١٠ هجن فردية، و (٥×٤×٣)/٢ = ٣٠ هجن ثلاثى، كما فى جدول (٧-١)

تحليل كوادرايااليل

يشير تحليل كوادرايااليل quadriallel analysis إلى تحليل الهجن الزوجية

جدول (٧-١) التخطيط لإجراء الهجن الثلاثية في تصميم ترايأليل

	الآباء				
الهجن الفردية	١	٢	٣	٤	٥
١ × ٢			×	×	×
١ × ٣		×		×	×
١ × ٤		×	×		×
١ × ٥		×	×	×	
٢ × ٣	×			×	×
٢ × ٤	×		×		
٢ × ٥	×		×	×	
٣ × ٤	×	×			×
٣ × ٥	×	×		×	
٤ × ٥	×	×	×		

ومن أهم صفات تحليل الكوادرايأليل ما يلي:

١ - يتضمن كل الهجن الزوجية الممكنة بين n من السلالات، وعددها

[n(n-1)(n-2)(n-3)/8]

٢ - يعطي معلومات عن كل من التباين الإضافي (D)، وتباين السيادة (H)، وتباين التفوق.

٣ - يقيس تأثيرات السلالات في الهجن الفردية والثلاثية والزوجية، ويساعد في تقرير ترتيب تزاوجات الآباء لأجل إنتاج الهجن الزوجية المتفوقة.

ولأجل إجراء تحليل كوادرايأليل يتم - بعد اختبار سلالات الآباء - إجراء كل التلقيحات الفردية الممكنة بطريقة داياليل لكن بدون تلقيحات عكسية، وهي تساوي n(n-1)/2، ثم يتم - في الموسم التالي - إجراء كل الهجن الزوجية الممكنة، كما في جدول (٧-٢)، علما بأنه لا يلزم للتحليل سوى التلقيحات المباشرة.

تحليل متوسط الأجيال

يعتمد تحليل متوسط الأجيال generation mean analysis على ستة أجيال للتلقيح، هي الأبوان (P_1 & P_2)، والجيل الأول (F_1)، والجيل الثاني (F_2)، والتلقيحات

الرجعيان (B_1 & B_2). وتستخدم المتوسطات – عبر المكررات – في تقدير تأثير الجينات.

جدول (٧–٢): التخطيط لإجراء الهجن الزوجية في تصميم كوادراياليل يتضمن خمس سلالات.

الهجن الفردية	٢١	٣١	٤١	٥١	٣٢	٤٢	٥٢	٤٣	٥٣	٥٤
٢١	٭							×	×	×
٣١		٭				×	×			×
٤١			٭		×		×		×	
٥١				٭	×	×		×		
٣٢			+	+	٭					×
٤٢		+		+		٭				×
٥٢		+	+				٭	×		
٤٣	+			+			+	٭		
٥٣	+		+		+				٭	
٥٤	+	+		+						٭

× = تلقيحات مباشرة؛ ٭ تلقيحات ذاتية؛ + تلقيحات عكسية.

ويتكون تحليل متوسط الأجيال من خطوتين رئيسيتين، هما . اختبار التفوق، وتقدير تأثير الجينات والتباينات.

يعتبر اختبار التفوق ضروريًا قبل تقدير مكونات التباين الوراثي، لأنه يساعد على اتخاذ قرار بشأن طريقة تحليل مكونات التباين. وفي تحليل متوسط الأجيال يُعرف الاختبار الذي يقرر ما إذا كانت التفاعلات غير الآليلية موجودة، أم غائبة، وأنواعها . يعرف ذلك الاختبار باسم اختبار اسكيلنج scalling test.

اختبار اسكيلنج

يجرى اختبار اسكيلنج Scalling Test للتأكد من أمرين هما:

١ – غياب التفاعل بين الجينات غير الآليلية

٢ – غياب التفاعل بين العوامل الوراثية والعوامل البيئية.

وترجع أهمية هذا الاختبار إلى أن معظم الطرق والمعادلات المستعملة في حساب تباين الإضافة وتباين السيادة تفترض عدم وجود أي تفاعل بين الجينات وبعضها

يوجد أربعة اختبارات اسكيلنج، تأخذ الرموز A، و B، و C، و D، ويعتمد كل اختبار منها على توفر بيانات عن المتوسطات الحسابية لعشائر الأبوين $\bar{P}_1$، و $\bar{P}_2$)، والجيلين الأول ($\bar{F}_1$)، والثاني ($\bar{F}_2$)، والتلقيحين الرجعيين للأب الأول ($\bar{B}_1$)، والثاني ($\bar{B}_2$). على أن يحصل على المتوسطات من تجربة بمكررات بتصميم القطاعات العشوائية الكاملة. ويجرى اختبار اسكيلنج (D) عند توفر بيانات عن الجيل الثالث (F) مع غياب بيانات عن التلقيحات الرجعية

وتجرى اختبارات اسكيلنج A، و B، و C، و D كما يلي.

$A - 2\bar{B} \quad P \; - \bar{F}_1$ $\qquad$ $VA - 4V(B\;) + V(\bar{P}_1) + V(\bar{F}_1)$

$B - {}^2B \quad \bar{P} \quad \bar{F}_1$ $\qquad$ $VB = 4V(\bar{B}_2) + V(\bar{P}_2) + V(\bar{F}_1)$

$C - 4\bar{F} \; - 2\bar{F} \; - P_1 - \bar{P}_2$ $\qquad$ $VC = 16V(\bar{F}_2) + 4V(\bar{F}\;) + V(P_1) + V(\bar{P}\;)$

$D \quad 2\bar{F} \quad \bar{B} \quad \bar{B}_2$ $\qquad$ $VD = 4V\bar{F}_2 + VB \; + V\bar{B}_2$

وفي حالة عدم توفر التلقيحات الرجعية مع وجود الجيل الثالث فإن الـ D calc تحسب كما يلي

$D \quad 4\bar{F} \quad {}^2\bar{F} \; - \bar{P} \quad \bar{P}\;,$ $\qquad$ $VD \;\; 16V(\bar{F}\;) + 4V(\bar{F}_2) + V(P_1) + V(\bar{P}\;)$

ويلي ذلك حساب الانحراف القياسي لكل من A، و B، و C، و D بأخذ الجذر التربيعي لتبايناتها على التوالي وتحسب قيم t بقسمة تأثيرات A، و B، و C، و D على انحرافاتها القياسية، على التوالي (أي إن t = الانحرافات/ √تباين الانحرافات

تقارن القيم المحسوبة لاختبارات الـ scalling الأربعة مقابل ١.٩٦، وهي قيمة t الجدولية عند مستوى ٥ المعنوي فإذا كانت قيمة t المحسوبة للـ (calc) أعلى من ١.٩٦ اعتبرت معنوية، والعكس بالعكس

يدل عدم اختلاف قيم اختبارات اسكيلنج (A)، و (B)، و (C)، و (D) جوهريًا عن الصفر، أو عن حدود الانحراف القياسي لكل منها على عدم وجود أية تفاعلات ضمن مكونات تباين الشكل المظهري. وبذا يمكن تقدير قيم تباين الإضافة وتباين السيادة بالطريقة السهلة التي سبق بيانها، التي تعتمد على قيم تباينات الآباء، والجيلين الأول والثاني، والتلقيحات الرجعية

أما إذا اختلفت قيم أى من اختبارات اسكيلنج جوهريًا عن الصفر فإن ذلك يكون دليلاً على وجود تفاعل بين جينات غير آليلة

وتتحدد نوعية التفاعلات الجينية بماهية اختبارات الاسكيلنج المعنوية، كما يلى:

الاختبار الجوهرى	التفاعل المتوقع
D	إضافى × إضافى بصفة أساسية
C	سيادة × سيادة
A، و B	إضافى × إضافى، وسيادة × سيادة، وإضافى × سيادة
C، و D	إضافى × إضافى، وسيادة × سيادة

ويلزم – فى هذه الحالة – تقدير مكونات تباين الإضافة والسيادة والتفاعلات المختلفة من تباينات متوسطات عشائر الآباء، والجيلين الأول والثانى، والتلقيحات الرجعية بالطريقة التى سبق بيانها (عن Singh & Naryanan ١٩٩٣)

ويوجد اختبار اسكيلنج آخر، للتعرف على مدى استقلالية التأثير البيئى عن التأثير الوراثى، أى لاختبار غياب التفاعل بين البيئة والوراثة. ويجرى الاختبار بمقارنة تباينات العشائر غير الانعزالية V_{P1}، و V_{P2}، و V_{F1} باستخدام اختبار (F) وتحسب قيمة (F) بقسمة التباين الأكبر على التباين الأصغر فى كل مقارنة من المقارنات الثلاث الممكنة، وهى V_{P1} مع V_{P2}، و V_{P1} مع V_{F1}، و V_{P2} مع VF_1 تعرف جوهرية قيمة (F) المحسوبة لكل مقارنة من جدول (F)، مع اعتبار درجات الحرية الأفقية للبسط، والرأسية للمقام، وتحسب درجات الحرية على اعتبار أنها = ن – ١، حيث تمثل (ن) عدد الأفراد التى استخدمت فى حساب قيمة التباين. وتدل جوهرية الاختبار على وجود تفاعل وراثى × بيئى (Sheppard ١٩٧٣)

موديلات قياس تأثيرات الجينات وتبايناتها

يتم تحليل متوسط الأجيال بواحد من ثلاثة موديلات، كما يلى

موديل الستة دلائل

يتم بواسطة موديل الستة دلائل six parameter model قياس المتوسط mean (m)،

والتأثيرات الإضافية للجينات (d)، وتأثيرات السيادة للجينات (h)، وتأثيرات أنواع التفاعلات المختلفة الإضافى × الإضافى (i)، والإضافى × السيادة (j)، والسيادة × السيادة (l)، كما يلى.

m = mean effects = $\bar{F}_2$

d = additive effects = $\bar{B}_1 - \bar{B}_2$

h = dominance effects = $\bar{F}_1 - 4\bar{F}_2 - ½\bar{P}_1 - ½\bar{P}_2 + 2\bar{B}_1 + 2\bar{B}_2$

i = additive x additive gene interaction = $2\bar{B}_1 + 2\bar{B}_2 - 4\bar{F}_2$

j = additive x dominance gene interaction = $\bar{B}_1 - ½\bar{P}_1 - \bar{B}_2 + ½\bar{P}_2$

l = dominance x dominance gene interaction = $\bar{P}_1 + \bar{P}_2 + 2\bar{F}_1 + 4\bar{F}_2 - 4\bar{B}_1 - 4\bar{B}_2$

حيث إن $\bar{P}_1$، و $\bar{P}_2$، و $\bar{F}_1$، و $\bar{F}_2$، و $\bar{B}_1$، و $\bar{B}_2$ هي متوسط ضم الصفة عبر المكررات – للعشائر P_1، و P_2، و F_1، و F_2، و B_1، و B_2، على التوالى

وتحسب تباينات تأثيرات الجينات، كما يلى:

$Vm = V\bar{F}_2$

$Vd = V\bar{B}_1 + V\bar{B}_2$

$Vh = V\bar{F}_1 + 16V\bar{F}_2 + ¼ V\bar{P}_1 + ¼ V\bar{P}_2 + 4V\bar{B}_1 + 4V\bar{B}_2$

$Vi = 4V\bar{B}_1 + ¼ V\bar{B}_2 + 16 V\bar{F}_2$

$Vj = V\bar{B}_1 + ¼ V\bar{P}_1 + V\bar{B}_2 + ¼ V\bar{P}_2$

$Vl = V\bar{P}_1 + V\bar{P}_2 + 4V\bar{F}_1 + 16 V\bar{F}_2 + 16 V\bar{B}_1 + 16 V\bar{B}_2$

وللتذكرة - وحتى لا يحدث أى التباس – فقد سبقت الإشارة إلى تأثيرات الجينات وتباين تلك التأثيرات فى مواضع أخرى من هذا الكتاب على النحو التالى

القيمة أو المعيار الوراثى	الرمز المستعمل له فى هذا الجزء	الرمز المستعمل له فى مواضع أخرى
التوسط العام للجيل الثانى (mean effects)	m	m
التأثيرات الإضافية للجينات (additive effects)	d	a
تأثير السيادة للجينات (dominance effects)	h	d
التفاعل الجينى إضافى × إضافى	i	aa
التفاعل الجينى: إضافى × سيادة	j	ad
التفاعل الجينى سيادة × سيادة	l	dd

القيمة أو المعيار الوراثى	الرمز المستعمل له فى هذا الجزء	الرمز المستعمل له فى مواضع أخرى
تباين الجيل الثانى	Vm	VF_2
تباين التأثير الإضافى للجينات	Vd	VA
تباين تأثير السيادة للجينات	Vh	VD
تباين تأثير التفاعل الإضافى × الإضافى	Vi	VAA
تباين تأثير التفاعل إضافى × سيادة	Vj	VAD
تباين تأثير تفاعل السيادة × السيادة	Vl	VDD

هذا ولا يلزم لحساب أى من القيم السابقة الذكر سوى المتوسطات الحسابية للعشائر الست من تجربة بمكررات بتصميم القطاعات العشوائية الكاملة. يلى ذلك حساب الانحراف القياسى، وقيمة "t" لكل تباين منها، وهى التى يستدل منها على مدى جوهرية كل نوع من التباين. وتوجد معادلات لحساب التباينات السابقة عند عدم توفر بيانات عن التلقيحات الرجعية مع توفر بيانات عن الجيل الثالث

ويحصل على الانحراف القياسى لكل من التباينات السابقة ليمكن الحكم على مدى انحراف كل منها عن الصفر، وهو يساوى الجذر التربيعى لقيمة التباين فى كل حالة

ويحسب مدى جوهرية انحراف القيم المقدرة عن الصفر بالمعادلة التالية

t - التباين/الانحراف القياسى للتباين

موديل الثلاثة دلائل

فى غياب التفوق يمكن حساب الدلائل m، و d، و h فقط، وكذلك تبايناتها، بواسطة ما يعرف باسم الـ three parameter model، كما يلى:

$$m = \frac{1}{2}\bar{P}_1 + \frac{1}{2}\bar{P}_2 + 4\bar{F}_2 - 2\bar{B}_1 - 2\bar{B}_2$$

$$d = \frac{1}{2}\bar{P}_1 + \frac{1}{2}\bar{P}_2$$

$$h = 6\bar{B}_1 + 6\bar{B}_2 - 8\bar{F}_2 - \bar{F}_1 - \frac{3}{2}\bar{P}_1 - \frac{3}{2}\bar{P}_2$$

$$Vm = \frac{1}{4}V\bar{P}_1 + \frac{1}{4}V\bar{P}_2 + 16V\bar{F}_2 + 4V\bar{B}_1 + 4V\bar{B}_2$$

$$Vd = \frac{1}{4}V\bar{P}_1 + \frac{1}{4}V\bar{P}_2$$

$$Vh = 36V\bar{B}_1 + 36V\bar{B}_2 + 64V\bar{F}_2 + V\bar{F}_1 + \frac{9}{4}V\bar{P}_1 + \frac{9}{4}V\bar{P}_2$$

وفى غياب التفوق يُقدر – كذلك – ثلاثة مكونات، هى: التباين الإضافى (الذى يطلق عليه اسم التباين الثابت الذى يورث heritable fixable variance، ويعطى الرمز D)، وتباين السيادة (الذى يطلق عليه اسم التباين غير الثابت الذى يورث heritable non-fixabe variance، ويعطى الرمز H)، والتباين البيئى (الذى يطلق عليه اسم التباين غير الثابت الذى لا يورث non-heritable non-fixable variance، ويعطى الرمز E). وتحسب تقديراتها، كما يلى:

$$D = 4\ VF_2 - 2\ (VB_1 + VB_2)$$
$$H = 4\ (VB_1 + VB_2 - VF_2 - VE)$$
$$E = (VP_1 + VP_2 + VF_1)/3$$

وتقدر درجة السيادة من النسبة (H/D)، حيث تدل القيمة صفر على غياب السيادة، والقيمة الأعلى من الصفر حتى أقل من الواحد الصحيح على السيادة الجزئية، والقيمة واحد صحيح على السيادة التامة، والقيمة الأعلى من الواحد الصحيح على السيادة الفائقة

موديل الخمسة دلائل

عند عدم توفر التلقيحات الرجعية، ولكن يتوفر الجيل الثالث، فإنه يمكن اتباع ما يعرف باسم الـ five parameter model، حيث تقدر الدلائل parameters m، و d، و h، و i، و l، ولكنه لا يعطى تقديرًا للدليل j (أى تأثير تفاعل الإضافة × لسيادة)

وتقدر تأثيرات الجينات، كما يلى:

$$m = \bar{F}_2$$
$$d = \tfrac{1}{2}\bar{P}_1 - \tfrac{1}{2}\bar{P}_2$$
$$h = \tfrac{1}{6}(4\bar{F}_1 + 12\bar{F}_2 - 16\bar{F}_3)$$
$$i = \bar{P}_1 - \bar{F}_2 + \tfrac{1}{2}(\bar{P}_1 - \bar{P}_2 + h) - \tfrac{1}{4}l$$
$$l = \tfrac{1}{3}(16\bar{F}_3 - 24\bar{F}_2 + 8\bar{F}_1)$$

وتقدر تباينات تلك القيم، كما يلى:

$$Vm = V\bar{F}_2$$
$$Vd = \tfrac{1}{4}(V\bar{P}_1 + V\bar{P}_2)$$
$$Vh = \tfrac{1}{36}(16\ V\bar{F}_1 + 144\ V\bar{F}_2 + 256\ V\bar{F}_3)$$

$$Vi = V\bar{P}_1 + V\bar{P}_2 + \frac{1}{4} (V\bar{P}_1 + V\bar{P}_2 + Vh) + \frac{1}{6} Vl$$

$$Vl = \frac{1}{9} (256\ V\bar{F}_3 + 576\ V\bar{F}_2 + 64\ V\bar{F}_1)$$

مدلولات نتائج تحليل مكونات التباين الوراثى

تفسر نتائج مكونات التباين الوراثى، كما يلى:

١ – إذا كان التباين الإضافى عاليا يجب الاعتماد على الانتخاب الإجمالى فى حالة المحاصيل الذاتية التلقيح، وعلى إنتاج الأصناف التركيبية فى حالة المحاصيل الخلطية التلقيح

٢ – إذا كان تباين السيادة (وخاصة تباين السيادة الفائقة) كبيرًا، يجب التركيز على إنتج الأصناف الهجين.

٣ – إذا كان تباين التفاعل عاليًا يجب التركيز على الانتخاب بين السلالات والعائلات

٤ – إذا كانت مكونات التباين الوراثى متساوية فى أهميتها يجب التركيز على إنتاج الأصناف الـ composites لأجل تطوير عشائر تضم أكبر قدر من الجينات المرغوب فيها

القيم الأخرى التى يُتحصل عليها من تحليل متوسط الأجيال

تستخدم نتائج تحليل متوسط الأجيال – كذلك – فى حساب القيم التالية

١ – التقدم الوراثى genetic advance (أو GS).

$$GS = [VG/(VP)^{1/2}] \times K$$

حيث إن. K هى ثابت تتوقف قيمته على شدة الانتخاب، و VG التباين الوراثى وهو يحسب بطرح تباين الجيل الأول من تباين الجيل الثانى، و VP هو تبين التشكل المظهرى وهو يساوى تباين الجيل الثانى.

وبذا . فإن:

$$GS = [(VF_2 - VF_1)/(VF_2)^{1/2}] \times K$$

٢ – درجة التوريث:

تقدر درجة التوريث على النطاق العريض (BSH)، كما يلى

$$BSH = [(VF_2 - VF_1) / VF_2] / 100$$

وتقدر درجة التوريث على النطاق الضيق (NSH) بإحدى طريقتين، كما يلى

$$NSH = (2D / VF_2) \times 100$$

أو

$$NSH = [D/(D + H + E)] \times 100$$

٣ – قوة الهجين heterosis.

يمكن تقدير قوة الهجين نسبة إلى متوسط الأبوين، أو نسبة إلى الأب الأفضل، أو نسبة إلى صنف تجارى قياسى

٤ – التدهور مع التربية الداخلية inbreeding depression (أو ID)، كما يلى

$$ID = [(\bar{F}_1 - \bar{F}_2) / \bar{F}_1] \times 100$$

مزايا تحليل متوسط الأجيال

يفيد تحليل متوسط الأجيال فيما يلى:

١ – يوفر معلومات عن مكونات التباين الوراثى (d، و h، و i، و j، و l)؛ بما يساعد فى اتخاذ القرار بشأن طريقة التربية المناسبة لتحسين مختلف الصفات الكمية للمحصول

٢ – يوفر كذلك معلومات حول أنواع التفوق؛ وهو ما يعتمد على علامة المكونين h، و l؛ أسالبة أم موجبة؟. فعندما تكون علامة المكونين h، و l كلتاهما متماثلتين (سالبتين أو موجبتين) دل ذلك على وجود complementary epistasis، وعندما تكون علامة إحدى المكونين سالبة والأخرى موجبة دل ذلك على وجود duplicate epistasis

٣ – يمكن – كذلك – تقدير التقدم الوراثى، ودرجة التوريث، وقوة الهجين، والتدهور مع التربية الداخلية

٤ – يمكن إجراء التحليل حتى مع عدم وجود مكررات، ويعطى نتائج على درجة عالية من الدقة

وتجدر الإشارة إلى أن تحليل متوسط الأجيال لا يتطلب أى افتراضات وراثية. بعكس الحال فى تحليل دااليل الذى يتطلب عدة افتراضات وراثية نادرًا ما تتحقق (عن Singh & Naryanan ١٩٩٣)

الفصل الثامن

تحاليل: التلقيحات ثنائية الآباء (تحاليل نورث كارولينا)، والاختبار الثلاثى

تحاليل التلقيحات ثنائية الآباء (تحاليل نورث كارولينا)

تعتمد طريقة تنفيذ تحاليل التلقيحات ثنائية الآباء biparental crosses على اختيار عدد من نباتات الجيل الثانى – أو الثالث – لتلقيح بين سلالتين نقيتين – وتلقيح تلك النباتات المختارة معًا بطريقة محددة.

ويمر تحليل الـ biparental cross بالخطوات التالية:

١ – اختيار الآباء:

يجب أن تختلف الآباء إلى أبعد حد ممكن فى الصفات التى يُراد دراستها، وتفضل السلالات النقية

٢ – إجراء التلقيح وإنتاج بذور الجيل الأول، وزراعتها لإنتاج بذور الجيل الثانى، التى تزرع لإنتاج نباتات الجيل الثانى

٣ – اختيار عدد كبير من نباتات الجيل الثانى عشوائيًّا، وتلقيح هذه النباتات معًا بواحد من ثلاثة تصاميم – كما سيأتى بيانه بعد قليل – وحصاد بذور كل تلقيح منفصلة

٤ - تقييم أنسال مختلف التلقيحات التى أجريت بين نباتات الجيل الثنى مستقلة فى مكررات، ثم تجرى القياسات، فالتحليل.

ومن أهم سمات الـ biparental cross، ما يلى:

١ – يعطى معلومات عن كل من التباين الإضافى وتباين السيادة فقط.

٢ – يفيد فى اختيار طريقة التربية لأجل التحسين الوراثى فى الصفات الكمية.

٣ – يعتمد التحليل على الافتراضات الوراثية التالية

أ – التوزيع العشوائى للتراكيب الوراثية فيما يتعلق بالاختلافات.

ب – الاختيار العشوائى للآباء التى تستعمل فى التلقيحات من بين نباتات الجيل الثانى.

جـ – حدوث انعزال عادى لنباتات ثنائية المجموعة الكروموسومية.

د – غياب الوراثة السيتوبلازمية.

هـ – عدم تعدد الآليلات

و – غياب التفوق.

ز – غياب الارتباط.

حـ – بقاء جميع التراكيب الوراثية بنسب متساوية

ونادرًا ما تتحقق كل تلك الافتراضات معًا.

وكما أسلفنا .. توجد ثلاثة تصاميم للـ biparental cross، وهى التى تعرف بأسماء نورث كارولينا ١، ونورث كارولينا ٢، ونورث كارولينا ٣، والتى نتناولها بالشرح فيما يلى.

تصميم نورث كارولينا رقم ١

يمكن تقدير مكونات التباين الوراثى بواسطة ما يعرف بتصميم نورث كارولينا رقم (١) أو NCD 1، أو الـ nested design.

التصميم

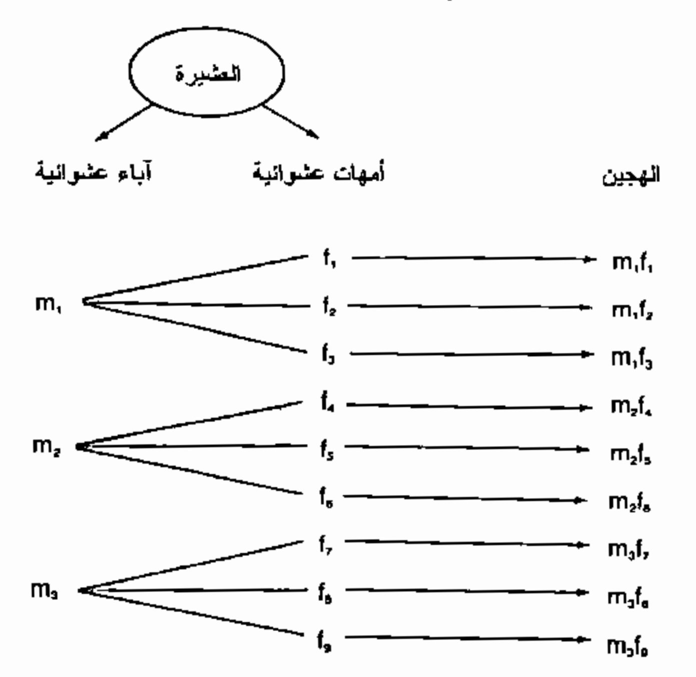
يتضمن الجيرمبلازم الذى يستخدم لهذا التصميم تلقيحات بين نباتات تؤخذ اعتباطا من عشيرة تكثر فيها الاختلافات الوراثية، مع تخصيص بعض هذه النباتات كآباء male parents (P_m)، والبعض الآخر كأمهات famale parents (P_f). يستخدم كل أب (ذكر) فى تلقيح عدد متساو من الأمهات (إناث)، على أن يتم اختيار الآباء والأمهات بشكل اعتباطى، وتستخدم مجموعات مختلفة sets (أو s) من نباتات الأمهات مع كل نبات مستعمل كأب، وبذا يكون عدد التلقيحات الفردية الممكنة مساويًا لعدد الآباء (P_m) مضروبًا فى عدد الأمهات (P_f) التى يتم تزاوجها مع كل أب. فإذا تم تزاوج (١٠) سلالات آباء مع (٥٠) سلالة أمهات، بمعدل خمس سلالات مختلفة لكل سلالة من سلالات الآباء يصبح عدد التلقيحات الفردية ١٠ × ٥ = ٥٠ تلقيحا ويستخدم – غالبًا – تصميم القطاعات العشوائية الكاملة كتصميم إحصائى لدراسة الصفات

ويبين جدول (٨–١) وشكل (٨–١) التلقيحات الممكنة فى حالة وجود أربعة آباء مع تلقيح كل منهم مع أربع أمهات مختلفة.

جدول (٨–١): تخطيط التلقيحات فى تصميم نورث كاروليا رقم ١ [أ]

المجموعة الثانية		المجموعة الأولى	
$m_1 \times f_1$	$m_3 \times f_9$	$m_1 \times f_1$	$m_3 \times f_9$
$\times f_2$	$\times f_{10}$	$\times f_2$	$\times f_{10}$
$\times f_3$	$\times f_{11}$	$\times f_3$	$\times f_{11}$
$\times f_4$	$\times f_{12}$	$\times f_4$	$\times f_{12}$
$m_2 \times f_5$	$m_3 \times f_{13}$	$m_2 \times f_5$	$m_4 \times f_{13}$
$\times f_6$	$\times f_{14}$	$\times f_6$	$\times f_{14}$
$\times f_7$	$\times f_{15}$	$\times f_7$	$\times f_{15}$
$\times f_8$	$\times f_{16}$	$\times f_8$	$\times f_{16}$

أ – m ، و f هما الآباء والأمهات، على التوالى.



شكل (٨–١): تخطيط يبين كيفية الحصول على الأنسال فى تصميم نورث كارولينا رقم ١ (التصميم المتداخل **nested design**). يلاحظ أن كل أب مذكر يلقح مع أمهات مختلفة من العشيرة (عن **Fehr** ١٩٨٧).

التحليل

يتم تقسيم التباينات بين التلقيحات إلى تباينات بين الآباء (الذكور)، وتباينات بين الأمهات (لإناث) لكل ذكر، وتكون مصادر التباين ودرجات الحرية فى التحليل الإحصائى على النحو التالى.

مصادر التباين	درجات الحرية	التباين
المكررات	r-1	
الذكور	m-1	M_3
لإناث لكل ذكر	m(f-1)	M_2
الخطأ التجريبى	(r-1)(mf-1)	M_1
الكلى	rmf-1	

حيث تمثل (r) عدد المكررات، و (m) عدد نباتات أو سلالات الآباء (الذكور)، و (f) عدد نباتات أو سلالات الأمهات (الإناث) المستخدمة مع كل ذكر، هذا ويعد تباين الذكور ممثلاً للقدرة العامة على التآلف بينما يعد تباين الإناث ممثلاً للقدرة الخاصة على التآلف

وتشتمل توقعات التباينات المختلفة على ما يلى:

أولاً. توقعات مكونات التباين.

$$M_3 = V_e + rV_{f/m} + rfV_m$$

$$M_2 = V_e + rV_{f/m}$$

$$M_1 = V_e$$

ملحوظة القيمة $V_{f/m}$ تعنى تباين الإناث داخل الذكور.

ثانيًا: توقعات التباينات المشتركة للأقارب.

$$M_{\cdot} = V_e + r\,(Cov\ FS - Cov\ HS) + rf\ Cov\ HS$$

$$M_2 = V_e + r\,(Cov\ FS - Cov\ HS)$$

$$M_3 = V_e$$

علمًا بأن Cov FS هو التباين المرافق لعائلات الأقارب التامة، Cov HS هو التباين المرافق لعائلات أنصاف الأقارب، و V_e هو تباين الخطأ التجريبى

وبذا .. يمكن حساب التباين الإضافى (VA) وتباين السيادة (VD)، وذلك بالتعويض فى المعادلتين التاليتين:

$M_3 = ¼ VA$

$M_2 = ¼ VA + ¼ VD$

وتبعًا لـ Singh & Naryanan (١٩٩٣) .. فإن تحليل التباين لتصميم نورث كارولينا رقم يكون كما هو مبين فى جدول (٨-٢)

جدول (٨-٢): تحليل التباين لتصميم نورث كارولينا رقم ١[أ].

مصادر الاختلافات	درجات الحرية	MS	توقعات الـ MS
المجموعات sets	s-1		
الكررات/المجموعات	s(r-1)		
الآباء/المجموعات	s(m-1)	M_1	$VE + rV_f + rfV_m$
الأمهات/الآباء/المجموعة	sm(f-1)	M_2	$VE + rV_f$
الخطأ التجريبى	s(mf-1)(r-1)	M_3	VE
المجموع	smfr-1		

أ – دلالات الرموز: s = عدد المجموعات، و r = عدد المكررات، و m = عدد نباتات الآباء، و f = عدد نباتات الأمهات، و V_m = تباين الآباء، و V_f = تباين الأمهات، و E = تباين الخطأ التجريبى

العيوب

من أهم عيوب تصميم نورث كارولينا رقم ١، ما يلى:

١ – تتأثر نتائجه بالوراثة السيتوبلازمية

٢ – تلزمه مساحة تبلغ ١٠-١٢ ضعف المساحة التى تلزم لتصميم نورث كارولينا رقم ٣.

٣ – يعد أقل تصاميم نورث كارولينا قوة.

هذا .. ويمكن إجراء التصميم بالطريقة التى سبق بيانها مع زراعة عدد K من النباتات فى كل قطعة تجريبية (Plot) وإجراء تحليل التباين على النحو التالى.

مصادر الاختلافات	درجات الحرية	توقعات متوسط المربعات
الذكور	m-1	$V + kV_t + rkV_{f/m} + nrkV_m$
الإناث لكل ذكر	m(f-1)	$V + kV_t + rkV_{f/m}$
القطع التجريبية لكل ذكر ولكل انثى	Mf(r-1)	$V + kV_t$
الخطأ التجريبى	Mfr(k-1)	V
الكلى	Mfrk-1	

علمًا بأن

V = مجموع التباين الوراثى، والتباين البيئى داخل القطع التجريبية

V_t = تباين تأثير القطع التجريبية

V_f = تباين تأثير الأمهات

V_m = تباين تأثير الآباء الذكور

ويحسب التباين الإضافى (VA) وتباين السيادة (VD) كما يلى

$\frac{1}{4} VA = V_m$

$\frac{1}{4} VA + \frac{1}{4} VD = V_f$

تصميم نورث كارولينا رقم ٢

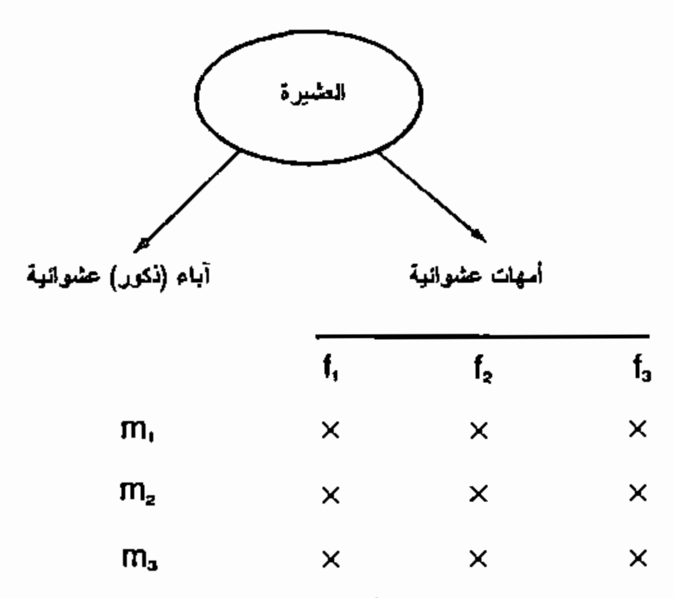
يعرف تصميم نورث كارولينا رقم ٢ North Carolina Design 2 (أو NCD2) كذلك باسم التصميم العاملى factorial design، وهو شبيه بال line x tester analysis

التصميم

تُخصص فى هذا التصميم بعض التراكيب الوراثية التى تختار من عشيرة تكثر فيها الاختلافات الوراثية كآباء (ذكور)، والبعض الآخر كأمهات (إناث)، مع إعطاء الفرصة لكل أب لأن يتلقح مع كل أم، ولكن لا تلقح الآباء مع بعضها كما لا تلقح الأمهات مع بعضها كذلك، وبذا يكون عدد التلقيحات الفردية الممكنة مساويًا لعدد الآباء (P_m)، مضروبًا فى عدد الأمهات (P_f)، فلو كان عدد الآباء ثمانية، وكان عدد الأمهات ستًا، يكون عدد التلقيحات الفردية الممكنة ٨ × ٦ = ٤٨ تلقيحًا (جدول ٨-٣، وشكل ٨-٢)

جدول (٨-٣): تخطيط التلقيحات فى تصميم نورث كارولينا رقم ٢، يتضمن ٦ آباء، و ٤ أمهات.

الآباء	نباتات الأمهات			
	f_1	f_2	f_3	f_4
m_1	×	×	×	×
m_2	×	×	×	×
m_3	×	×	×	×
m_4	×	×	×	×
m_5	×	×	×	×
m_6	×	×	×	×



شكل (٨-٢): تخطيط يبين كيفية الحصول على الأنسال فى تصميم نورث كارولينا رقم ٢. تلقح جميع الآباء مع جميع الأمهات.

التحليل

تقسم التباينات بين التلقيحات إلى تباينات بين الآباء (الذكور)، وتباينات بين الأمهات (الإناث)، والتفاعل بين الذكور والإناث ويمكن اعتبار التباين المرافق بين عائلات أنصاف الأقارب أنه $Cov\ HS_m$ عندما يكون الأب (الذكر) مشاركًا فى كل التلقيحات، و $Cov\ HS_f$ حينما تكون الأم (الأنثى) مشاركة فى كل التلقيحات. علمًا

بأنه تتسـاوى مكونـات التبـاين المرتبطـه لكـل منـهما، أى إن مكونـات التبـاين الوراثـى الخاصة بكل من التباينين المشتركين تكون متماثله بينهما

وتكون مصادر التباين ودرجات الحرية فى التحليل الإحصائى، كما يلى:

مصدر التباين	درجات الحرية	التباين
المكررات (r)	r-1	
الذكور (m)	m-1	M_4
الإناث (f)	f-1	M_3
الذكور × الإناث	(m-1)(f-1)	M_2
الخطأ التجريبى	(r-1)(mf-1)	M_1
الكلى	rmf-1	

وتكون توقعات التباينات المختلفة على النحو التالى

أولا: توقعات مكونات التباين

$M_4 \quad V + rV_{f} + rfV$

$M = V + rV_{f} + rmV$

$M_2 = V + rV_{f}$

$M \quad V$

ثانيا: توقعات التباينات المشتركة للأقارب

$M_4 = V + r(Cov\ FS - Cov\ HS - Cov\ HS) + rf\ Cov\ HS$

$M \quad V + r(Cov\ FS \quad Cov\ HS_f - Cov\ HS) + rm\ Cov\ HS$

$M = V_e + r(Cov\ FS - Cov\ HS_f - Cov\ HS)$

$M_1 = V_e$

حيث يمثل (V_e) تبـاين الخطـأ التجريبـى، و (Cov FS) التبـاين المرافـق لعـائلات الأقارب التامة، و ($Cov\ HS_f$) التباين المرافق لعائلات أنصاف الأقارب حينما تكـون الأم (الأنـثى) مشـتركـة فى كل التلقيحـات، و (Cov HS) التباين المرافق لعائلات أنصاف الأقارب، حينما يكون الأب (الذكر) مشارك فى كل التلقيحـات (عـن Sprague ١٩٦٦، و Fehr ١٩٨٧)

وعندما تكون الآباء (الذكور والإناث) سلالات مرباة تربية داخلية (أى حينما تكون قيمة F مساوية للصفر) .. تكون مكونات التباين الوراثى كما يلى:

$$\text{Cov } HS_m \text{ (or Cov } HS_f) = \tfrac{1}{4}\, VA + \tfrac{1}{16}\, VAA$$

ويضاف إلى الجانب الأيمن من المعادلة الدرجات الأعلى من تباينات التفوق الإضافية.

أما حينما تكون الآباء (الذكور والإناث) عبارة عن سلالات مرباة تربية داخلية (أى حينما تكون قيمة (F=1) .. تصبح مكونات التباين الوراثى كما يلى:

$$\text{Cov } HS_m \text{ (or Cov } HS_f) = \tfrac{1}{2}\, VA + \tfrac{1}{4}\, VAA$$

ويضاف إلى الجانب الأيمن من المعادلة الدرجات الأعلى من تباينات التفوق الإضافية

وتستخدم قيم التباينات المرافقة المستقلة لعائلات أنصاف الأقارب - لكل من الآباء (الذكور) والأمهات (الإناث) - فى إيجاد تقديرين مستقلين للتباين الإضافى (V_A).

أما تقدير تباين السيادة (V_D)، فيمكن الحصول عليه من العلاقة التالية:

$$\text{Cov } FS - (\text{Cov } HS_m + \text{Cov } HS_f) = VD$$

علمًا بأن:

$$V_{mf} = V_e + r(\text{Cov } FS - \text{Cov } HS_f - \text{Cov } HS_m)$$

حيث تمثل (V_{mf}) تباين التفاعل بين الذكور والإناث، و (V_e) تباين الخطأ التجريبى، و r عدد المكررات المستعملة فى التصميم الإحصائى (عن Fehr ١٩٨٧).

وبصورة أخرى .. فإن:

$M_4 = \tfrac{1}{4}\, VA$

$M_3 = \tfrac{1}{4}\, VA$ (تقدير آخر مستقل)

$M_2 = \tfrac{1}{4}\, V_D$

وتبعًا لـ Singh & Naryanan (١٩٩٣) .. فإن تحليل التباين لتصميم نورث كارولينا رقم ٢ يكون كما هو مبين فى جدول (٨-٤).

جدول (٨–٤) تحليل التباين لتصميم نورث كاروليا رقم ٢ (أ)

مصادر الاختلافات	درجات الحرية	MS	توقعات الـ MS
المجموعات	s-1		
المكررات	s(r-1)		
الآباء	s(m-1)	M_1	$VE + rV_{fm} + rfV_m$
الأمهات	s (f-1)	M_2	$VE + rV_{fm} + rmV_f$
الآباء × الأمهات	s(m-1)(f-1)	M_3	$VE + rV_{fm}$
الخطأ التجريبي	s(mf-1)(r-1)	M_4	VE
الكلى	smfr-1		

أ – دلالات الرموز s = عدد المجموعات، و r = عدد المكررات، و m = عدد نباتات الآباء، و f = عدد نباتات الأمهات، و V_m = تباين الآباء، و V_f = تباين الأمهات، و V_{fm} = تباين التفاعل بين الآباء والأمهات، و VE = التباين البيئي

ومن أهم سمات تصميم نورث كارولينا رقم ٢ ما يلي:

١ – يوفر تباينا الآباء والأمهات تقديرًا لـ D

٢ – يوفر تباين التفاعل بين الآباء والأمهات تقديرًا لـ H

٣ – يتأثر بالوراثة السيتوبلازمية

٤ – يتطلب مساحة تعادل ٢–٤ أضعاف المساحة التي يتطلبها تصميم نورث كارولينا رقم ٣

تصميم نورث كارولينا رقم ٣

التصميم

في تصميم نورث كارولينا رقم ٣ North Carolina Design (أو NCDS 3) تختار نباتات عشوائية بين عشيرة الجيل الثاني أو الثالث وتعتبر جميعها نباتات آباء (مذكرة) يلقح كل نبات منتخب رجعيًا مع أبوى التلقيح الأصلي (P_1، و P_2). ويعني ذلك أن كل نبات منتخب يُحصل منه على نسلين، فإذا كان لدينا خمسة نباتات آباء نحصل على ١٠ تلقيحات (جدول ٨–٥)، وتشكل تلك التلقيحات مجموعة set واحدة ويمكن عمل أي عدد من المجموعات المماثلة يكون بكل منها نباتات آباء (مذكرة) مختلفة عما في غيرها من المجموعات.

ويعنى ذلك أن عدد التلقيحـات الكلى الذى يلزم فى هذا التصميم يكـون 2ns حيث n = عدد نباتات الآباء بالمجموعة، و s = عدد المجموعات

جدول (٨-٥). تخطيط التلقيحات فى تصميم نورث كارولينا رقم ٣.

الآباء	P_1	P_2	الآباء	P_1	P_2
مجموعة I			مجموعة III		
m_1	×	×	m_1	×	×
m_2	×	×	m_2	×	×
m_3	×	×	m_3	×	×
m_4	×	×	m_4	×	×
m_5	×	×	m_5	×	×
مجموعة II			مجموعة IV		
m_1	×	×	m_1	×	×
m_2	×	×	m_2	×	×
m_3	×	×	m_3	×	×
m_4	×	×	m_4	×	×
m_5	×	×	m_5	×	×

التحليل

يقسم التباين بين التلقيحات فى هذا التصميم إلى جزأين (جدول ٨-٦)، كما يلى:

١ – تباين بين الآباء (الذكور) يعادل: ½ VD (نصف التباين الإضافى).

٢ – تباين التفاعل بين الآباء والأمهات، ويعادل: ½ VA (نصف تباين السيادة).

السمات المميزة

إن من أهم سمات تصميم نورث كارولينا رقم ٣، ما يلى:

١ – يعطى تباين الآباء تقديرًا للتباين الإضافى.

٢ – يعطى تباين التفاعل بين الآباء والأمهات تقديرًا لتباين السيادة.

٣ – لا يتأثر بالوراثة السيتوبلازمية.

٤ – يتطلب لإجرائه مساحة تقل كثيرًا عما يتطلبه التصميمين الآخرين.

٥ – يعتبر أقوى تصميم، ويليه فى القوة تصميم نورث كارولينا رقم ٢ (عن Singh & Naryanan ١٩٩٣).

جدول (٨-٦) تحليل تباين لتصميم نورث كارولينا رقم ٣

توقعات MS	MS	درجات الحرية	مصادر الاختلافات
		s-1	مجموعات
		s(r-1)	المكررات/مجموعات
		s	السلالات المرباة داخل المجموعة
$V_e + 2rV_1$	M_1	s(n-1)	الآباء/مجموعة
$V_e + rV_2$	M_2	s(n-1)	الآباء × الأمهات/مجموعة
V_e	M_3	s(2n-1)(r-1)	الخطأ التجريبي
		2snr-1	المجموع

دلالات الرموز: s = عدد المجموعات، و r = عدد المكررات، و n = عدد الآباء بالمجموعة، و V_1 = تباين الآباء (الذكور)، و V_2 = تباين التفاعل بين الآباء والأمهات، و V_e = تباين الخطأ التجريبي

تحليل الاختبار الثلاثي

يعد تحليل الاختبار الثلاثي Triple Test Cross Analysis امتدادًا لتصميم نورث كارولينا رقم ٣. حيث يلقح كل نبات انتخب عشوائيًا من الجيل الثاني بثلاثة آباء، بدلا من أبوين فقط كما في تصميم نورث كارولينا رقم ٣. وإنما كذلك ... التحليل الأول وبذا فهو يوفر معلومات عن كل أنواع التباين الوراثي: التباين الإضافي، وتباين السيادة، وتباين التفاعل

تعتبر نباتات الجيل الثاني المختارة عشوائيًا بأنها آباء (ذكور) males، بينما تعتبر سلالتا الآباء (P_1، و P_2) والجيل الأول (F_1) بأنها أمهات (إناث) females وبذا يكون لدينا 3n تلقيحا، حيث n = عدد نباتات الجيل الثاني المختارة

تقيم أنسال تلك التلقيحات، ومعها الـ P_1، و P_2، و F_1 في مكررات

يوفر هذا التحليل معلومات عن وجود أو غياب التفاعلات عبر الأليلية

ففي غياب الارتباط يكون

$$L_1 + L_2 - 2L_3 = 0$$

حيث إن L_1، و L_2، و L_3 = متوسطات الأنسال المتحصل عليها من التلقيح مع كل من P_1، و P_2، و F_1 على التوالي. توفر تلك العلاقة اختبارًا لغياب أو وجود التفوق، كما يلي

١ – القيمة صفر تعنى غياب التفوق أى عدم وجود تفاعلات آليلية

٢ – إن لم تكن القيمة صفرًا .. يعنى ذلك وجود تفوق.

ويمكن اختبار معنوية التفوق إما باختبار t أو باختبار F.

وفى غياب التفوق يمكن أن توفر التلقيحات F_2 x F_1 معلومات إضافية عن مكونات التباين الوراثى الإضافى، كما يمكن حساب D، و H دون عمل تحويل transformation للنتائج، ولكن عند وجود التفوق، يلزم إجراء التحويل المناسب للنتائج قبل حساب D، و H.

ومن بين التحورات التى أدخلت على تلك الطريقة فى التحليل تلقيح L_1، و L_2، و L_3 مع عدد من السلالات غير القريبة منها بدلا من تلقيحها مع نباتات عشوائية من الجيل الثانى للتلقيح L_1، و L_2، وتتشابه تلك الطريقة المحورة مع الـ triple test cross فى تحليلها، وتعطى نتائج مماثلة لها

يعطى تحليل الاختبار الثلاثى معلومات موثوق فيها بشأن وجود أو غياب التفوق، بالإضافة إلى توفيرها لتقديرات لكل من التباين الإضافى وتباين السيادة

هذا إلا أن نجاح هذا التحليل يتوقف على اختيار الآباء النقية المتباعدة وراثيًّا ليمكن الحصول على تقديرات موثوق فيها بشأن التباين الوراثى الإضافى (عن Singh & Naryanan ١٩٩٣)

مكونات التباين الوراثى التى يمكن الحصول عليها من مختلف طرق التحليل الكمى

يتضح مما تقدم بيانه فى الفصول: ٦–٨ أن مكونات التباين الوراثى التى يمكن الحصول على تقديراتها من مختلف التصاميم وطرق التحليل الكمى، هى كما يلى.

الطريقة	مكونات التباين الوراثى التى يمكن تقديرها
Diallel Cross	Additive & dominance
Partial diallel	Additive & dominance
Line x tester cross	Additive & dominance
Biparental cross	Additive & dominance
Generation mean analysis	Additive , dominance & epistatic

الطريقة	مكونات التباين الوراثي التي يمكن تقديرها
Triple test cross	Additive & dominance، ووجود أو غياب التفوق
Triallel cross	Additive , dominance & epistatic
Quadriallel cross	Additive , dominance & epistatic

الفصل التاسع

الفعل الجينى ومكونات التباين الوراثى

تعريف الفعل الجينى

يعنى بالفعل الجينى gene action سلوك أو طريقة تعبير الجينات عن ذاتها فى العشيرة الوراثية ويقاس الفعل الجينى على صورة مكونات التباين الوراثى أو تباين القدرة على التآلف وتأثيراتها

ويفيد العلم بالفعل الجينى فى انتخاب الآباء التى تستعمل فى برامج التهجين، وفى اختيار طريقة التربية المناسبة للتحسين الوراثى لمختلف الصفات الكمية.

ويوجد نوعان من الفعل الجينى، هما: الفعل الجينى الإضافى، والفعل الجينى غير الإضافى يتضمن الفعل الجينى الإضافى التباين الوراثى الإضافى، وتباين التفوق من النوع الإضافى × الإضافى. أما الفعل الجينى غير الإضافى فيتضمن تباين السيادة، وتباينا التفوق من النوعين: الإضافى × السيادة، والسيادة × السيادة (جدول ٩-١)

جدول (٩-١): الأنواع المختلفة من الفعل الجينى لعاملين Aa، و Bb

مكونات التباين الوراثى	الرمز الخاص	الوصف	الرمز العام
الإضافى additive	da	الفرق فى قيم الشكل المظهرى بين AA، و aa	d
	db	الفرق فى قيم الشكل المظهرى بين BB، و bb	
السيادة dominance	ha	الانحراف فى قيمة الشكل المظهرى للفرد Aa عن متوسط الشكل المظهرى لكل من AA، و aa	h
	hb	الانحراف فى قيمة الشكل المظهرى للفرد Bb عن متوسط الشكل المظهرى لكل من BB، و bb	
التفوق epistasis	daxdb	التأثير: الإضافى × الإضافى بسبب التفاعل بين AA، و BB	i
	da × hb و ha × db	التفاعل: الإضافى × السيادة بين AA، و Bb، وبين Aa، و bb على التوالى	j
	ha x hb	التفاعل السيادة × السيادة بين Aa، و Bb	l

مكونات تباين الشكل المظهرى

يصعب فى الصفات الكمية تتبع كل جين على حدة فى الأجيال الانعزالية، كما يصعب تقسيم النباتات إلى أقسام محددة حسب النسب المندلية المعروفة كما فى الصفات البسيطة أو التى يتحكم فيها عدد قليل من الجينات. ويسعى المربى – بدلا من ذلك إلى تقدير التباين Variance - وهو قيمة إحصائية – للدلالة على مدى الاختلافات المشاهدة فى الصفة فى العشائر التى يقوم بدراستها

يعرف التباين الكلى المشاهد باسم تباين الشكل المظهرى Phenotypic Variance ويرمز له بالرمز (V_{Ph})، ونظرًا لأن الاختلافات التى تشاهد فى الشكل المظهرى ترجع إلى تأثير كل من التركيب الوراثى، والعوامل البيئية على كل فرد من أفراد العشيرة، لذا فإن

$$V_{Ph} = V_G + V_E$$

حيث يمثل (V_G) التباين الذى يرجع إلى تأثير التركيب الوراثى أو التباين الوراثى Genotypic Variance، بينما يمثل (V_E) التباين الذى يرجع إلى تأثير البيئة أو التباين البيئى Environmental Variance.

التباين البيئى

يقدر التباين البيئى لأية صفة، بحساب مدى التباين فى هذه الصفة فى عشيرة يحمل جميع أفرادها نفس التركيب الوراثى، كأن تكون جميعها – مثلاً – سائدة أصيلة، أو متنحية أصيلة، أو خليطة فى الصفة

ويحسب التباين البيئى بالمعادلة التالية:

$$V_E = [\Sigma x^2 - (\Sigma x)^2/n]\ n-1$$

حيث تمثل (x) القيمة المشاهدة للصفة لكل فرد من أفراد العشيرة، و (n) عدد أفراد العشيرة، بينما يرمز الحرف اليونانى زجما (Σ) لكلمة مجموع.

تجدر الإشارة إلى أن التباين البيئى لصفة ما لا يكون دائمًا ثابتًا، وإنما يتغير بتغير التركيب الوراثى لأفراد العشيرة فى الصفة المدروسة، وبتغيير الخلفية الوراثية لأفراد العشيرة، فهو يكون أكبر - عادة – فى السلالات الأصيلة (مثل السلالات النقية، أو

السلالات المرباة تربية داخلية) عما فى الأصناف العادية (الصادقة التربية، أو المفتوحة التلقيح)، ويقل فى الأصناف الهجين - عامة - عما فى الأصناف العادية وبرغم أن تقدير التباين البيئى يختلف بين العشائر غير المتجانسة إلا أنه يكون أقل فيها مما فى العشائر الأكثر تجانسًا، باستثناء الأصناف الهجين. وبالإضافة إلى ما تقدم فإن التباين البيئى يختلف بين السلالات ذات الأصول الوراثية المتشابهة نظرًا لاختلاف مدى تأثر التراكيب الوراثية السائدة الأصيلة والمتنحية الأصيلة بالصفة (أى يحدث تفاعل بين البيئة والتركيب الوراثى فى التأثير على الصفة).

ولذا فإن أفضل تقدير للتباين البيئى يكون هو متوسط التباين البيئى للآباء والجيل الأول (وهى العشائر المتجانسة) كما يلى:

$$V_E = (V_{P_1} + V_{P_2} + V_{F_1}) / 3$$

حيث تمثل V_{P_1}، و V_{P_2}، و V_{F_1} تباينات أحد الآباء، والأب الثانى، والجيل الأول الهجين بينهما على التوالى.

ويفضل - أحيانًا - حساب التباين البيئى بالمعادلة التالية:

$$V_E = \sqrt[3]{V_{P1} \cdot V_{P2} \cdot V_{F1}}$$

أى على أساس الجذر التكعيبى لحاصل ضرب تباين الأب الأول مع تباين الأب الثانى مع تباين الجيل الأول بينهما.

التباين الوراثى

أشرنا - سابقًا - إلى أن التباين الوراثى (V_G) يعكس القدر الذى يشارك به التركيب الوراثى فى التباين الكلى للصفة، ويمكن تقسيم التباين الوراثى - بدوره - إلى مكونات أصغر، يسهم كل منها بنصيب فى التباين الكلى للصفة وهى كما يلى:

١ - تباين التأثير الإضافى للجين أو التباين الإضافى Additive Variance (أو V_A) وهو مقياس لقيمة التربية Breeding Value، ويرجع إلى اختلاف التراكيب الوراثية الأصيلة فى التأثير على الصفة، وهو يعد أهم مكونات التباين الوراثى لأنه الوحيد الذى

يمكن الاعتماد عليه عند الانتخاب، كما أنه يشكل – عادة – أكبر نسبة من التباين الوراثي الكلي.

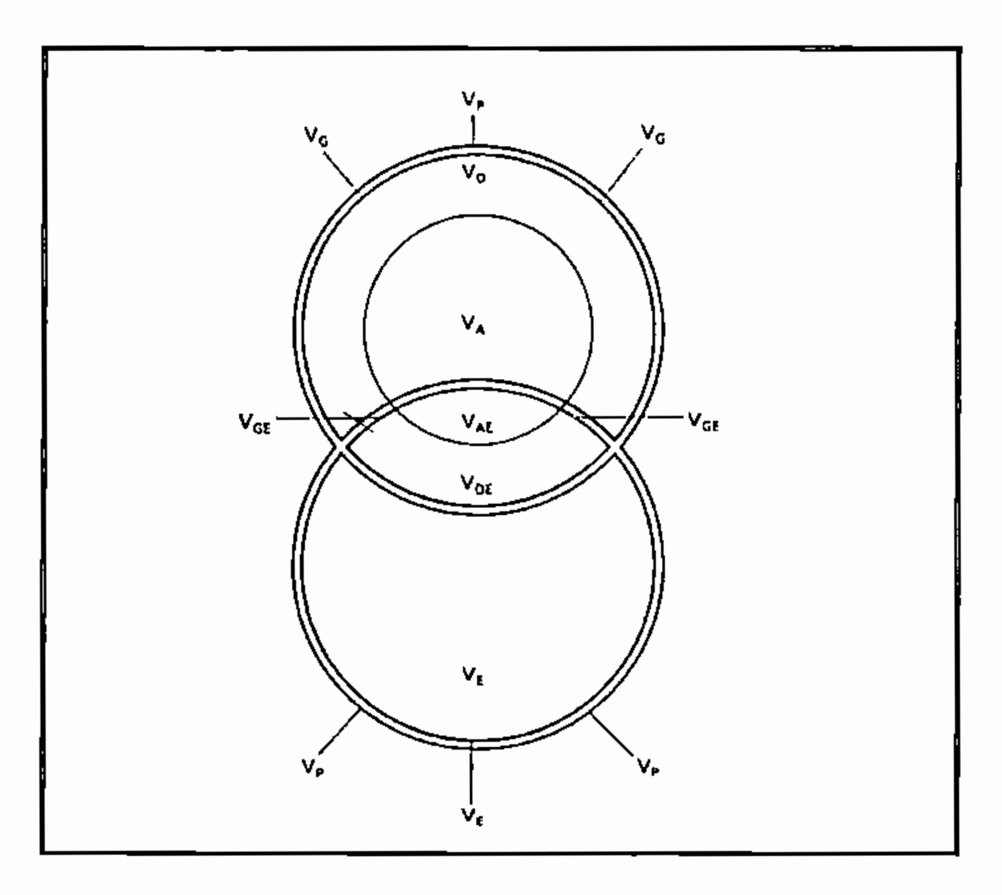
٢ – تباين تأثير السيادة أو تباين السيادة Dominance Variance (أو V_D) وهو مقياس للانحراف الذي يعود إلى السيادة dominance deviation؛ نتيجة للتفاعل بين الجينات الآليلية، وهو – عادة – يلي التباين الإضافي في نسبته من التباين الوراثي الكلي

٣ – تباين التفاعل Interaction Variance (أو V_I)، وهو مقياس للانحراف الذي يعود إلى التفعل interaction deviation بين الجينات غير الآليلية، أي إلى حالات التفوق epistasis، وهو يشكل – عادة – أقل نسبة من التباين الوراثي الكلي

وبذا فإنه يمكن إعادة صياغة معادلة التباين الكلي لتصبح كما يلي

$$V_{F_2} = V_A + V_D + V_I + V_E$$

ويبين شكل (٩–١) معظم مكونات التباين التي سبقت الإشارة إليها ويمكن الاستفادة من الشكل في تفهم العلاقة فيما بينها، خاصة فيما يتعلق بتباينات لم تسبق الإشارة إليها، وهي تباين التفاعل بين التركيب الوراثي والبيئة Genotype-Environment Interaction Variance (أو V_{GE})، والذي قسم – بدوره – إلى تباين التفاعل بين التأثير الإضافي والبيئة (V_{AE})، وتباين التفاعل بين تأثير السيادة والبيئة (V_{DE}) ويمكن بإجراء التجارب المناسبة تقدير مكونات مختلفة لتباين مواقع إجراء الدراسة sites، ومواسم إجرائها seasons كجزء من التباين البيئي، وكذلك تحديد تباين التفاعلات بين مكونات البيئة وبعضها (V_{EE})، وبين تأثير التفاعل والبيئة (V_{IE})، وتباينات التفاعلات بين مختلف مكونات التباين الوراثي، مثل (V_{AA})، و (V_{AD})، و (V_{DD})، وهي تشكل في مجموعها تباين التفاعل (V_I)، وتمثل – على التوالي – تباين التفاعل بين قيمتين من قيم التربية، وتباين التفاعل بين قيمة التربية لأحد المواقع الجينية مع الانحراف العائد إلى السيادة في موقع جيني آخر، وتباين التفاعل بين اثنين من الانحرافات العائدة إلى السيادة. وإذا كان التفاعل بين آليلات أكثر من موقعين جينيين فإنه يكون شديد التعقيد



شكل (٩-١): تخطيط للعلاقة بين الأنواع المختلفة من التباينات التي يتكون منها تباين الشكل المظهري. راجع المتن للتفاصيل (عن **Simmons & Smartt** ١٩٩٩).

ونظرًا لأن حساب مختلف التفاعلات يكون أمرًا معقدًا، لذا .. فإنها تهمل - عادة - حيث يحسب تباين التفاعل بين التركيب الوراثي والبيئة ضمن التباين البيئي. كما يقسم التباين الوراثي إلى مكوناته الثلاثة الرئيسية (V_A)، و (V_D)، و (V_I) دونما تفصيل لتباين التفاعل، أو قد يقسم إلى مكونين فقط، هما (V_A) وبقية مكونات التباين الوراثي معًا؛ ذلك لأن فاعلية عملية الانتخاب في برامج التربية تتحدد - أساسًا - بتباين التأثير الإضافي للجين.

المتوسطات الهندسية وعلاقتها بطبيعة التباين الوراثى والفعل الجينى

يظهر التأثير الهندسى geometric action للجينات فى بعض الصفات كصفة حجم الثمار مثلا، حيث تتفاعل الجينات مع بضعها بطريقة ليست إضافية additive، وإنما تضاعفية multiplicative، وهو ما يتمشى مع طبيعة الصفة، حيث يكون الحجم حاصل ضرب أرقام، وليس بحاصل جمع أبعاد، ويقال إن الجينات ذات تأثير هندسى geometric gene action عندما تكون المتوسطات الهندسية المحسوبة بمختلف العشائر الهندسية أقرب إلى القيم الملاحظة لهذه العشائر، بينما يقال إن الجينات ذات تأثر حسابى arithmetic gene action عندما تكون متوسطاتها الحسابية أقرب إلى قيمتها الملاحظة

ويمكن تصور التأثيرين الإضافى والهندسى للجينات بمثال تزيد فيه قيمة الصفة بزيادة عدد الجينات التى تتحكم فيها على النحو التالى:

١ – فى حالة التأثير الإضافى قد تكون قيمة الصفة ٣، و ٦، و ٩، و ١٢، حيث يزيد كل جين إضافى قيمة الصفة بمقدار ٣ وحدات؛ أو ١، و ١١، و ١٢، و ١٣، حيث يزيد كل جين إضافى قيمة الصفة بمقدار ٠،١ وحدة

٢ – فى حالة التأثير الهندسى قد تكون قيمة الصفة ٣، و ٩، و ٢٧، و ٨١؛ حيث يزيد كل جين إضافى قيمة الصفة بمقدار ثلاثة أضعاف القيمة السابقة؛ أو ١، و ١١، و ١،٢١، و ١٣٣١، و ١،٤٦٤١، حيث يزيد كل جين إضافى قيمة الصفه بمقدار ١١ضعف القيمة السابقة، أى يضيف حوالى ١٠٪ إلى القيمة السابقة

ويلاحظ أن توزيع الأفراد فى الأجيال الانعزالية يكون دائمًا مجنَّحا skewed عندما تكون الجينات ذات فعل هندسى، وللتأكد من صحة فرضية التأثير الهندسى للجينات يجب ألا تختلف القيم المشاهدة لعشائر الجيلين الأول والثانى، وكذلك التلقيحات الرجعية – معنويًا – عن القيم المحسوبة على أساس التأثير الهندسى ويؤدى تحويل القيم المشاهدة للأفراد فى حالة الصفات التى تؤثر عليها الجينات بطريقه هندسية إلى لوغاريتمات، إلى أن يصبح توزيع الأفراد قريبًا من التوزيع الطبيعى

وبينما لا يوجد أى ارتباط بين متوسطات أو تباينات الآباء والجيلين الأول والثانى

وعشائر التلقيحات الرجعية فى حالة التأثير الإضافى للجينات .. نجد أن هذه القيم تكون مرتبطة ببعضها، عندما تكون الجينات ذات تأثير هندسى. ويصاحب زيادة المتوسطات زيادة التباينات فى حالة التأثير الهندسى، بينما لا يشترط ذلك فى حالة التأثير الإضافى؛ حيث قد تصاحب زيادة المتوسطات زيادة أو نقص فى التباينات (Brewbaker ١٩٦٤).

يمكن التعرف على طبيعة فعلى الجينات بمقارنة المتوسطات الحسابية arithmetic means والهندسية geometric means المتوقعة لكل من الأبوين، والجيلين الأول والثانى، والتلقيحين الرجعيين مقارنتها مع المتوسط الشاهد لكل عشيرة باستعمال اختبار t.

وتحسب المتوسطات الهندسية (GMs) المتوقعة لمختلف العشائر الوراثية، كما يلى:

$$GMF_1 = \sqrt{\bar{P}_1 \times \bar{P}_2}$$

$$GMF_2 = \sqrt[3]{\bar{P}_1 \times \bar{P}_2 \times 2\bar{F}_1}$$

$$GMB_1 = \sqrt{\bar{F}_1 \times \bar{P}_1}$$

$$GMB_2 = \sqrt{\bar{F}_1 \times \bar{P}_2}$$

هذا . مع العلم بأن الفعل الحسابى للجين يعنى أن تأثير الجينات الفردية على الشكل المظهرى إضافى additive، بينما يعنى الفعل الهندسى للجين أن تأثير الجينات الفردية مُضاعف multiplicative (Powers & Lyon ١٩٤١).

تعريف مكونات التباين الوراثى وأهمية كل منها

تختلف مسميات مكونات التباين الوراثى باختلاف العلماء اللذين قاموا بوصفها، كما فى جدول (٩-٢).

التباين الإضافى

يمثل التباين الإضافى additive variance ذلك الجزء من التباين الوراثى الذى ينتج

عن متوسط تأثيرات الجينات فى كل المواقع الجينية المنعزلة . أى إنه ذلك الجزء الذى ينشأ عن الاختلافات بين الفردين الأصيلين فى الجين (أى الفردان AA، و aa)

جدول (٩-٢) تقسيمات مكونات التباين الوراثى حسب الباحثين.

الباحث	أنواع التباين الوراثى	التعرف والوصف
Fisher (١٩١٨)	additive	متوسط تأثير الجينات فى كل المواقع المعزلة
	dominance	الانحراف عن متوسط التأثير بسبب التفاعل الآليلى
	epistatic	الانحراف عن متوسط التأثير بسبب التفاعل غير الآليلى، ويوجد منه AA، و AD، و DD
Wright (١٩٣٥)	additive	كما عند Fisher
	non-additive	يتضمن تباينا السيادة والتفوق معا
Mather (١٩٤٩)	heritable-fixable	يتضمن التباين الإضافى والمكون AA من تباين التفوق.
	heritable non-fixable	يتضمن تباين السيادة والمكونان AD، و DD من تباين التفوق

ومن أهم سمات التباين الإضافى، ما يلى:

١ – يعد تقديرًا للفعل الإضافى للجين؛ فالجينات ذات الفعل الإضافى لا تظهر بها سيادة وتأخذ الأفراد الخيطة فيها مظهرًا وسطيًا.

٢ يرتبط التباين الوراثى الإضافى بالأصالة الوراثية، ولذا يتوقع تواجده بحده الأقصى فى المحاصيل الذاتية التلقيح، وبحده الأدنى فى المحاصيل الخطية لتلقيح

٣ – إن التباين الإضافى يبقى ثابتا، ولذا فإن الانتخاب للصفات التى يتحكم فيها هذا التباين يكون فعّالاً ويعد وجود هذا التباين ضروريًا لفاعلية التحسين بالانتخاب، لأنه التباين الوحيد الذى يستجيب للانتخاب

٤ - يعد التباين الإضافى ضروريًا لتقدير درجه التوريث على النطاق الضيق، كما تتناسب الاستجابة للانتخاب بصورة مباشرة مع قيمة درجة التوريث على النطاق الضيق

٥ – نقدر قيمة التربية breeding value لفرد ما بواسطة التأثيرات الجينية الإضافية وتعد القدرة العامة على التآلف لأحد الآباء تقديرًا للتأثيرات الإضافية للجينات

٦ – يُستنفذ التباين الوراثى الإضافى بنسبة تتوازى مع التحسن المتحقق بالانتخاب.
٧ – نجد فى العشائر النباتية الطبيعية أن التباين الإضافى يكون هو التباين السائد، ويليه مباشرة تباين السيادة.
٨ – إن الفعل الإضافى للجين هو السبب الرئيسى للتشابه بين الأقارب، ويتناسب التقدم الممكن فى الانتخاب مباشرة مع درجة التماثل بين الأب (النبات) ونسله ويعنى ذلك أن الفعل الإضافى للجين هو مقياس لقيمة التربية للتركيب الوراثى
٩ – ينتج الانعزال الفائق الحدود عن الفعل الجينى الإضافى عندما تثبت الآليلات السائدة والمتنحية فى أفراد مختلفة من نسل الأفراد الخليطة.

تباين السيادة

يمثل تباين الإضافة dominance variance الانحراف عن الفعل الإضافى للجين الناشئ عن التفاعلات الآليلية بين آليلات الموقع الجينى الواحد، وهو يعود إلى انحراف الفرد الخليط Aa عن متوسط الفردين الأصيلين: AA، و aa.

ومن أهم سمات تباين السيادة، ما يلى:

١ – يعد مقياسًا لفعل السيادة الجينى، وقد تُظهر تلك الجينات سيادة غير تامة، أو سيادة تامة، أو سيادة فائقة. وبمعنى آخر فإن الفرد الخليط لا يمثل القيمة المتوسطة للأبوين، وإنما يقترب بدرجة أكبر نحو أحدهما فى صفة معينة .. أى نحو الأب السائد فى تلك الصفة.
٢ – توجد علاقة بين تباين السيادة والخلط (عدم التماثل) الوراثى؛ ولذا .. يُتوقع أن يزيد تواجد تلك الحالة فى النباتات الخلطية التلقيح، بينما يتوقع أن يقل تواجدها فى النباتات الذاتية التلقيح.
٣ – لا يحدث تثبيت لتباين السيادة؛ ولذا .. فإن الانتخاب للصفات التى يحكمها ذلك التباين لا يكون فعّالاً.
٤ – يعد تباين السيادة هو السبب الرئيسى لقوة الهجين.
٥ – يعتبر تباين القدرة الخاصة على التآلف مقياسًا لتباين السيادة فى كل من الدايالليل، والدايالليل الجزئى، والـ line x tester.
٦ – يستنفذ تباين السيادة من خلال التلقيح الذاتى والتربية الداخلية.

٧ – نجد في العشائر النباتية الطبيعية أن تباين السيادة يكون – دائمًا – أقل من التباين الإضافي

تباين التفوق

يُعنى بتباين التفوق epistatic variance الانحراف عن التأثير الإضافي للجينات نتيجة للتفاعلات غير الآليلية . أى تلك التفاعلات التى تحدث بين آليلات موقعين جينيين أو أكثر

ومن أهم سمات تباين التفوق، ما يلى:

١ – يتضمن تباين التفوق مكونات إضافية وأخرى غير إضافية.

٢ – يوجد من تباين التفوق ثلاثة أنواع، هى كما يلى

أ - التباين الإضافي × الإضافي ومرده إلى وجود تفاعلات بين جينين أو أكثر لا تظهر السيادة بأى منها على انفراد، وهو يأخذ الرمز A × A، وهو قابل للتثبيت fixable بالانتخاب، ويعتبر ضمن التأثير الإضافي للجين.

ب – التباين الإضافي × السيادة ومرده إلى التفاعل بين موقعين جينيين أو أكثر لايُظهر أحدهما - منفردًا – أى سيادة، بينما يُظهر الآخر – منفردًا - سيادة، وهو يأخذ الرمز A × D، وهو ليس قابلاً للتثبيت non fixable

جـ تباين السياده × السياده .. ومرده إلى التفاعل بين موقعين جينيين أو أكثر يُظهر كل منهما – منفردًا – سيادة، وهو يأخذ الرمز D × D، وليس قابلا للتثبيت

٣ – ونظرًا لأن النوع الأول فقط هو الذى يمكن تثبيته؛ لذا فإن التربية بالانتخاب تكون فعالة مع الصفات الكمية التى يحكمها ذلك التباين، أما النوعان الآخران من تباين التفوق ونظرًا لكونهما لا يثبتان – فإن أفضل طرق التربية للاستفادة منهما تكون بإنتاج الأصناف التى تظهر فيها قوة الهجين

٤ - يتم في حالة تحليل متوسط الأجيال generation mean analysis تقسيم التفاعلات الجينية غير الآليلية – على أساس علامة السالب والموجب الخاصة بكل من h، و I – إلى نوعين فقط، هما المكمل complementary، والازدواجي duplicate، فيسمى التفاعل مكملاً حينما يتماثل المكونين h، و I في العلامة، ويسمى التفاعل ازدواجيًّا duplicative حينما يختلفان.

٥ - لا يعد تفاعل التفوق واسع الانتشار فى عشائر النباتات الطبيعية (عن Singh & Naryanan ١٩٩٣).

طرق تقدير مكونات التباين الوراثى

سبقت الإشارة إلى طريقة تقدير التباين البيئى عند مناقشة هذا الموضوع، أما التباين الوراثى ومكوناته المختلفة، وكذلك مختلف تباينات التفاعل . فإنها تقدر بطرق شتى، وتعتمد هذه الطرق على عدد من الافتراضات البيولوجية، وأكثرها شيوعًا ما يلى (عن Sprague ١٩٦٦):

١ - أن تكون النباتات المقيمة عينة عشوائية لكل التراكيب الوراثية المكنة فى العشيرة التى أخذت منها.

٢ - أن تكون النباتات ثنائية المجموعة الكروموسومية، وتسلك مسلكًا طبيعيًّا أثناء الانقسام الاختزالى.

٣ - ألاّ يوجد تأثير سيتوبلازمى على الصفة.

٤ - ألاّ توجد آليلات متعدد للجين.

٥ - ألاّ يوجد ارتباط بين الجينات.

٦ - أن تتساوى جميع التراكيب الوراثية فى قدرتها على التكاثر فلا يوجد انتخاب لصالح أى منها.

٧ - ألاّ يوجد تفوق؛ أى لا يوجد تفاعل بين الجينات غير الآليلية.

ويمكن دراسة الفعل الجينى ومكونات التباين الوراثى بواسطة بعض طرق التحليل الوراثى الكمى، مثل الدايااليل، والدايااليل الجزئى، والتراياليل، والكوادراياليل، والـ line x tester، ومتوسط الأجيال، والـ biparental cross، والـ triple test.

ويلخص جدول (٩-٣) أنواع التباينات التى يمكن تقديرها من مختلف طرق التحليل الوراثى الكمى ومكافئاتها من مكونات التباين الوراثى، وقد أسلفنا شرح تلك الطرق فى الفصول: السادس، والسابع، والثامن.

جدول (٩-٣): التباينات التي يمكن تقديرها من مختلف طرق التحليل الوراثي الكمي ومكافئاتها من مكونات التباين الوراثي.

طريقة التحليل	التباينات	مكافئاتها من مكونات التباين الوراثي
الداياليل (F=1)	V_{gca}	½ VA
	V_{sca}	VD
الداياليل الجزئي (F=1)	V_{gca}	½ VA
	V_{sca}	VD
(F=1) Line x tester	$V_m = V_f$	½ VA
	V_{fm}	VD
نورث كارولينا (F=0)		
نورث كارولينا رقم ١	V_m	¼ VA
	V_f	¼ VA + ¼ VD
نورث كارولينا رقم ٢	$V_m = V_f$	¼ VA
	V_{mf}	¼ VD
نورث كارولينا رقم ٣	V_m	¼ VA
	V_{mf}	½ VD

تعريف الرموز V = التباين، و gca = القدرة العامة على التآلف، و sca = القدرة الخاصة على التآلف، و f الأمهات، و m الآباء، و A = الإضافة، و D = السيادة.

العوامل المؤثرة فى الفعل الجينى

نظرًا لأن الفعل الجيني يقدر من التباين الوراثي ؛ لذا فإن جميع العوامل التى تؤثر فى التباين الوراثي تؤثر كذلك فى الفعل الجينى، ونتناول - فيما يلى - أهم تلك العوامل بالشرح

أولاً: العشائر التى يدرس فيها الفعل الجينى وطريقة التلقيح السائدة فيها

نجد فى عشيرة الجيل الثانى - والأجيال التالية له - للتلقيح بين سلالتين نقيتين أن التباين الوراثي يتضمن ثلاثة مكونات، هى الإضافى، والسيادة، والتفوق وفى المقابل نجد فى السلالات الأصيلة وراثيًا أن المادة الوراثية لا يظهر بها سوى

النوعين: الإضافى، والإضافى × الإضافى. ولذا .. فإن المحاصيل الذاتية التلقيح تختلف عن المحاصيل الخلطية التلقيح فى الحجم النسبى لمكون تباين السيادة (جدول ٩-٤).

جدول (٩-٤): الفعل الجينى فى مختلف العشائر الوراثية (عن Singh & Naryanan ١٩٩٣)

العشيرة	نوع الفعل الجينى
النباتات الذاتية التلقيح	
١ – السلالات النقية	الإضافى، لكن لا توجد اختلافات وراثية
٢ – الأصناف المنتجة بالانتخاب الإجمالى	الإضافى، والإضافى × الإضافى
٣ – الأصناف المتعددة السلالات	الإضافى، والإضافى × الإضافى
٤ – مخاليط الأصناف	الإضافى، والإضافى × الإضافى
النباتات الخلطية التلقيح	
١ – الأصناف المركبة composites	الإضافى، والسيادة، والتفوق
٢ – الأصناف التركيبية synthetic	الإضافى، والسيادة، والتفوق
٣ – الأصناف المفتوحة التلقيح	الإضافى، والسيادة، والتفوق
النباتات الذاتية والخلطية التلقيح	
١ – هجن الجيل الأول	غير الإضافى، لكن لا توجد اختلافات وراثية
٢ – الجيل الثانى	الإضافى، والسيادة، والتفوق

وعمومًا فإن الفعل الجينى الإضافى هو المتحكم الرئيسى فى الصفات الكمية الهامة فى معظم المحاصيل الزراعية تقريبًا وعلى الرغم من تواجد الفعل الجينى غير الإضافى كذلك فى كل المحاصيل تقريبًا بالنسبة للصفات الكمية الهامة، إلا أنه يكون أقل حجمًا من الفعل الجينى الإضافى.

هذا ونجد فى المحاصيل الخلطية التلقيح أن التباين الوراثى الإضافى لا يُستنفذ أبدًا بسبب تحول التباين الوراثى غير الإضافى إلى تباين إضافى. وفى المحاصيل الذاتية التلقيح يكثر تواجد التباين الوراثى الإضافى فى الأجيال المنعزلة، وفى مخاليط السلالات النقية. كما يكثر التباين الإضافى – كذلك – فى العشائر المتأقلمة من النباتات الخلطية التلقيح. ولذا . فإن التباين الإضافى هو الأكثر شيوعًا فى العشائر النباتية الطبيعية، ويليه فى التواجد تباين السيادة، ثم تباين التفوق.

ثانياً: عدد الجينات المتحكمة فى الصفة

نجد – غالبًا – فى الصفات التى يتحكم فيها عديد من الجينات polygenic characters أن الفعل الجينى الإضافى هو السائد، مع تواجد أقل للفعل الجينى غير الإضافى، بينما نجد – غالبًا أيضًا - فى الصفات التى يتحكم فيها جين واحد أو عدد قليل من الجينات oligogenic characters أن الفعل الجينى غير الإضافى (السيادة والتفوق) هو السائد، وخاصة فعل التفوق.

ثالثاً: الارتباط

يؤدى الارتباط بين الجينات المتحكمة فى الصفات إلى الحصول على تقديرات متميزة إلى جانب أى من تباينى الإضافة والسيادة – أو ضدهما – حسبما إذا كان الارتباط ازدواجى أم تنافرى (جدول ٩–٥).

جدول (٩–٥) تأثير الارتباط على مكونات التباين الوراثى

تأثير الارتباط	يحدث تحيز إلى جانب	يحدث تحيز ضد
الازدواجى (AB/ab)	الإضافى	—
	السيادة	—
التنافرى (Ab/aB)	السيادة	الإضافى

رابعاً: حجم العينات وعشوائيتها

على الرغم من أن الحجم المناسب للعينات (العشائر) المستخدمة فى تقدير التباين الوراثى ومكوناته يزداد بزيادة درجة عدم التجانس الوراثى فى العشيرة، إلاّ ن العينات الصغيرة تعطى – بصورة عامة – تقديرات متحيزة

كذلك فإن عدم الالتزام بالعشوائية فى اختيار العينات المستعملة فى الدراسة يترتب عليه الحصول على تقديرات غير حقيقية لكل من التباين الوراثى ومكوناته، والفعل الجينى.

العلاقة بين الفعل الجينى ومختلف الدلائل والمعايير الوراثية

يلخص جدول (٩-٦) العلاقة بين الفعل الجينى ومختلف الدلائل أو المعايير الوراثية.

أولاً: العلاقة بين الفعل الجينى والقدرة على التآلف

يقاس الفعل الجينى بمقدار مكونات التباين الوراثى، أى بتباينات القدرة على التآلف وتأثيراتها. فالقدرة العامة على التآلف هى دالة على التباين الوراثى الإضافى، ولكن إن وجد تفوق، فإن القدرة العامة على التآلف سوف تتضمن - كذلك - التفاعل الجينى: الإضافى × الإضافى. ومن جهة أخرى، فإن تباين القدرة الخاصة على التآلف يتكون - أساسًا - من تباين السيادة، ولكنه يتضمن - كذلك - الأنواع الثلاثة لتفاعلات التفوق الإضافى × الإضافى، والإضافى × السيادة، والسيادة × السيادة إن وجدت. ولذا .. فإن القدرة العامة على التآلف هى مقياس للفعل الجينى الإضافى، بينما تكون القدرة الخاصة على التآلف مقياسًا للفعل الجينى غير الإضافى.

وفى حالة كل من تحليل دياليل وتحليل دياليل الجزئى يتساوى التباين الجينى الإضافى مع ضعف تباين القدرة العامة على التآلف، بينما يتساوى تباين السيادة مع تباين القدرة الخاصة على التآلف وفى حالة تحليل line x tester يتساوى تحليل التباين الجينى الإضافى مع تباين القدرة العامة على التآلف، بينما يتساوى تباين السيادة مع تباين القدرة الخاصة على التآلف.

جدول (٩-٦): علاقة الفعل الجينى بمختلف الدلائل الوراثية.

الدلائل الوراثية	الاستجابة المتوقعة فى حالتى الفعل الجينى: الإضافى	غير الإضافى
قوة الهجين	منخفضة	عالية
درجة التوريث على النطاق الضيق	عالية	منخفضة
التقدم الوراثى	عالية	منخفضة
الاستجابة للانتخاب	عالية	منخفضة جدًا
درجة السيادة	لا تذكر	عالية
القدرة العامة على التوافق	عالية	منخفضة
القدرة الخاصة على التوافق	منخفضة	عالية

ثانياً: علاقة الفعل الجينى بدرجة التوريث

تتناسب تقديرات درجة التوريث على النطاق الضيق مباشرة مع التباين الوراثى الإضافى، وهو الذى يعد مقياسا للفعل الجينى الإضافى

ثالثاً: علاقة الفعل الجينى بالتقدم الوراثى

يعد التباين الوراثى الإضافى – الذى هو مقياسًا للفعل الجينى الإضافى – يعد متطلبًا لأى تقدم عند الانتخاب، ذلك لأنه يعد التباين الوراثى الوحيد الذى يستجيب للانتخاب ولذا فإن قيم التقدم الوراثى العالية تعد دليلا على الفعل الجينى الإضافى

رابعاً: علاقة الفعل الجينى بقوة الهجين

تتناسب دوة الهجين مباسرة مع تواجد التباين الوراثى غير الإضافى (السيادة والتفوق) فى العشيرة، ويعد تواجد قدر معنوى من التباين الوراثى غير الإضافى متطلبا لإنتاج الهجن التجارية؛ فإذا ما كان تباين القدرة الخاصة على التآلف لصفة ما عاليًا وقوة الهجين المشاهدة عالية كذلك، فإن مثل هذا الهجين قد يصلح للإنتاج التجارى

خامساً: علاقة الفعل الجينى بالقدرة على التأقلم

نجد فى الهجن أن القدرة الأكبر على الثبات يكون مردها إلى الفعل الجينى غير الإضافى، هذا بينما تعود القدرة على التأقلم فى الأصناف التركيبية والـ composites إلى كل من الفعل الجينى الإضافى وغير الإضافى، وترجع فى مخاليط الأصناف من المحاصيل الذاتية التلقيح إلى الفعل الجينى الإضافى.

سادساً: العلاقة بين الفعل الجينى ودرجة السيادة

تعرف نسبة تباين السيادة إلى التباين الإضافى باسم درجة السيادة degree of dominance (أو DD)

وهى تقدر – من مختلف طرق التحليل الوراثى الكمى – كما يلى:

١ – تحليل داياليل:

أ – من الـ F_1: $DD = (H_1/D)^{½}$

ب – من الـ F_2. $DD = [¼(H_1/D)]^{½}$

٢ – تحليل متوسط المسار

$$DD = (H/D)^{½}$$

حيث H، و D هما: تباين السيادة والتباين الإضافى، على التوالى.

دور الفعل الجينى فى تربية النبات

يلعب الفعل الجينى دورًا هامًا فى مختلف مراحل التربية، كما يلى:

أولاً: دور الفعل الجينى فى انتخاب الآباء

يعد انتخاب الآباء ذات القدرة العامة على التآلف خطوة هامة فى تربية النبات، وهى التى يمكن التعرف عليها بتحليل القدرة على التآلف. ويستفاد من الآباء ذات القدرة العامة الجيدة على التآلف فى النباتات الذاتية التلقيح فى إدخالها فى برامج التربية بالتهجين والانتخاب، وفى النباتات الخلطية التلقيح فى إنتاج الأصناف التركيبية والـ composites.

ثانياً: دور الفعل الجينى فى اختيار طريقة التربية

من المعروف أن المحصول صفة كمية، وكذلك معظم الصفات الاقتصادية الهامة. فجميعها تظهر تباينات مستمرة. ويعتمد اختيار طريقة التربية المناسبة على نوع الفعل الجينى المؤثر فى تلك الصفات فى العشائر الوراثية. ويعد التباين الوراثى الإضافى متطلبًا للتقدم الوراثى عند الانتخاب لأنه نوع التباين الوحيد الذى يستجيب للانتخاب. ويُستَنفَذ التباين الوراثى الإضافى بدرجة تتناسب مع مدى التقدم الحادث بالانتخاب. وبمعنى آخر .. فإن التحسن الوراثى عن طريق الانتخاب يكون على حساب التباين الوراثى الإضافى ونجد فى انتخاب السلالة النقية أن التباين الوراثى الإضافى يُستَنفَذ تمامًا؛ الأمر الذى يجعل من غير الممكن إحداث أى مزيد من

التحسين بالانتخاب في السلالة النقية ولكن التباين الوراثي الإضافي يتجدد في السلالات النقية بمرور الزمن من خلال الطفرات والانعزالات التي تحدث في موقع الطفرات

وإذا ما ازداد الفعل الجيني الإضافي في عشيرة ما، فإنه يجب الاعتماد في التربية على الانتخاب الإجمالي وانتخاب النسب في المحاصيل الذاتية التلقيح. وعلى إنتاج الأصناف التركيبية والـ composites في المحاصيل الخلطية التلقيح

وعلى الجانب الآخر فإن التباين الوراثي غير الإضافي يعد متطلب لبدء برنامج للتربية يعتمد على الاستفادة من قوة الهجين وإذا ما كثر الفعل الجيني غير الإضافي في عشيرة ما، فإن الاتجاه يجب أن يكون نحو إنتاج الأصناف الهجين وإذا ما تساوى الفعل الجيني الإضافي مع الفعل غير الإضافي في القدر، فإن التربية يجب أن توجه نحو إنتاج سلالات متميزة في عديد من الجينات المرغوب فيها وفي المحاصيل الخلطية التلقيح يُستفاد من طرق الانتخاب المتكرر المختلفة تبعا للأهمية النسبية للفعل الجيني، فالانتخاب المتكرر للقدرة العامة على التآلف يكون فعّالا مع الفعل الجيني الإضافي، والانتخاب المتكرر للقدرة الخاصة على التآلف يكون فعّالا مع الفعل الجيني الإضافي وغير الإضافي، بينما يستفيد الانتخاب المتكرر المتبادل من كل من الفعل الجيني الإضافي وغير الإضافي

ويلخص جدول (٩-٧) العلاقة بين الفعل الجيني وطريقة التربية المناسبة

جدول (٩-٧) علاقة الفعل الجيني بطريقة التربية

الفعل الجيني	طريقة التربية المناسبة
أولا المحاصيل الذاتية التلقيح	
الإضافي	انتخاب السلالة النقية
	الانتخاب الإجمالي
	انتخاب النسب
غير الإضافي	الأصناف الهجين

تابع جدول (٩-٧):

الفعل الجينى	طريقة التربية المناسبة
ثانيًا: المحاصيل الخلطية التلقيح	
الإضافى	الانتخاب المتكرر للقدرة العامة على التآلف
	الأصناف التركيبية
	الأصناف الـ composites
غير الإضافى	الأصناف الهجين
	الانتخاب المتكرر للقدرة الخاصة على التآلف
الإضافى وغير الإضافى	الانتخاب المتكرر المتبادل

الفصل العاشر

درجة التوريث

يرتبط مفهوم درجة التوريث Heritability – عادة – بالصفات الكمية، إلا إنه لا يوجد ما يحول دون استعمالها مع الصفات البسيطة التى تتأثر كثيرًا بالعوامل البيئية ويعنى بدرجة التوريث: مدى تطابق ظهور الصفة في الأنسال، مع ظهورها فى آبائها من النباتات المنتخبة، أو هى القدرة على توريث صفة ما من نبات منتخب إلى نسله

وتعرف درجتان للتوريث، هما درجة التوريث على النطاق العريض broad sense heritability (اختصارًا: BSH)، ودرجة التوريث على النطاق الضيق narrow sense heritability (اختصارًا: NSH)، بالإضافة إلى ما يعرف بدرجة التوريث المدركة أو الواقعة، ودرجة التوريث المشتركة coheritability.

تأخذ درجة التوريث على النطاق العريض – عادة – الرمز H، بينما تأخذ درجة التوريث على النطاق الضيق الرمز h^2، وأحيانًا الرمز h إذ إنها ليست مربعًا لقيمة ما وفى أحيان أخرى يُميز بين درجتى التوريث باستعمال الحروف التحتية المناسبة، مثل h^2_B لدرجة التوريث على النطاق العريض، و h^2_N لدرجة التوريث على النطاق الضيق، وقد تأخذ درجتا التوريث الرمزين BSH، و NSH على التوالى.

ويمكن أن يعبر عن درجة التوريث إما على صورة كسر عشرى، وإما على صوره نسبة مئوية بضرب الكسر العشرى فى (١٠٠)

تعريف بدرجتى التوريث الرئيستين وأهميتهما

درجة التوريث على النطاق العريض أو المطلق

تحسب درجة التوريث على النطاق العريض Broad Sense Heritability (تكتب اختصارًا: BSH، ويرمز لها كثيرًا بالرمز H) بالمعادلة التالية (عن Burton ١٩٥١):

$$BSH = V_G / V_{Ph}$$

حيث يمثل V_G، و V_{F_2} التباين الوراثي والتباين الكلي (تباين الشكل المظهري Phenotypic Variance) على التوالي، ويحصل على هذه القيم من العلاقات التالية

$$V_{F_1} = V_{F_2}$$

$$V_{F_2} = V_G + V_E$$

$$V_E = (V_{P_1} + V_{P_2} + V_{F_1})/3$$

ويتبين من ذلك أن درجة التوريث على النطاق العريض تمثل نسبة التباين الوراثي إلى التباين الكلي، الذي يشمل التباين الوراثي والتباين البيئي، وقد تحسب كنسبة مئوية للتباين الوراثي من التباين الكلي، وقد يحسب التباين البيئي على أساس أنه الجذر التربيعي لحاصل ضرب تبايني الأبوين (Frey & Horner ١٩٥٧)

$$V_E = \sqrt{V_{P_1} \times V_{P_2}}$$

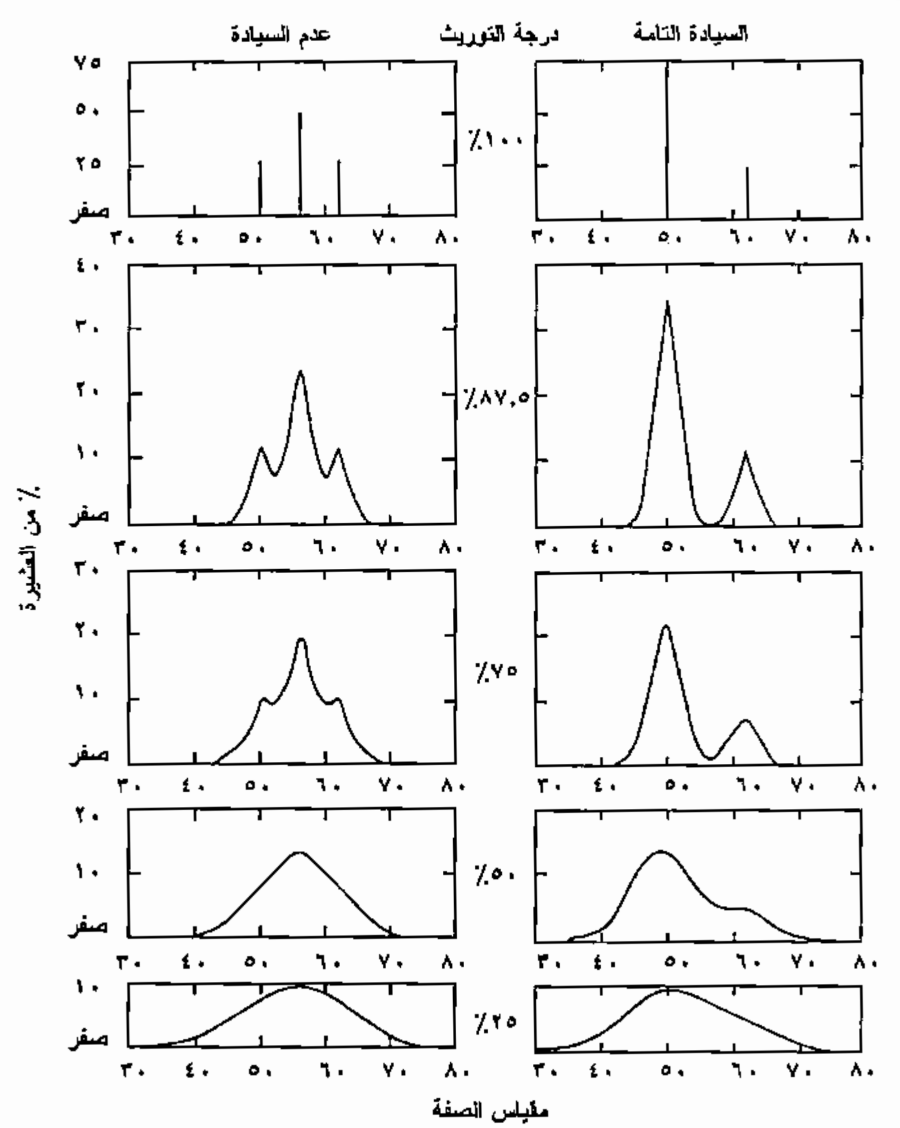
وإذا توفرت بيانات عن الصفة في الجيل الأول فإنه يفضل حساب التباين البيئي على أساس أنه الجذر التكعيبي لحاصل ضرب تباين الجيل الأول في تبايني الأبوين كما يلي

$$V_E = \sqrt[3]{V_{P_1} \times V_{F_1} \times V_{P_2}}$$

يعاب على أي من الطرق السابقة في حساب التباين البيئي أن الأبوين قد يكون تأثرهما بالعوامل البيئية أعلى بكثير من تأثر نباتات الجيل الثاني، وهو ما يحدث حينما يكون الأبوان سلالات مرباة تربية داخلية من محاصيل تلقح – خلطيًا - بدرجة عالية في الطبيعة، حيث تكون الآباء ضعيفة النمو، بينما تظهر قوة الهجين في نباتات الجيل الثاني، لذا يفضل - في حالات كهذه – اعتبار تباين الجيل الأول ممثلاً للتباين البيئي.

ويتبين من المعادلات المستعملة في حساب درجة التوريث أن قيمة BSH تزداد كلما قل تأثر الصفة بالعوامل البيئية. ويوضح شكل (١٠-١) كيف يبدو ذلك عمليًا في توزيع صفة بسيطة (يتحكم فيها جين واحد) بين أفراد الجيل الثاني، عند اختلاف درجة التوريث التي تقل – تدريجيًا – من ١٠٠٪ إلى ٢٥٪ مع الاتجاه من أعلى لأسفل في الشكل وبينما تمثل الرسوم البيانية – في العمود الأيمن – التوزيع المتوقع للصفة في

حالات السيادة التامة .. فإن العمود الأيسر يمثل التوزيع المتوقع فى حالات غياب السيادة. ويفترض فى جميع الأشكال أن الأبوين يختلفان فى ١٢ وحدة من الوحدات التى تقاس بها الصفة.



شكل (١٠-١): التوزيعات المتوقعة فى الجيل الثانى لصفة بسيطة، يتحكم فيها جين واحد تبلغ درجة توريثها (من أعلى لأسفل فى الشكل) ١٠٠٪، و ٨٧,٥٪، و ٧٥٪، و ٥٠٪، و ٢٥٪ فى حالتى السيادة التامة (العمود الأيمن)، وغياب السيادة (العمود الأيسر). راجع المتن للتفاصيل (عن Allard ١٩٦٤).

يلاحظ من الشكل أن الأشكال المظهرية تكون ممثلة تمامًا للتراكيب الوراثية المنعزلة في الجيل الثاني، حينما لا تتأثر الصفة بالعوامل البيئية، أى حينما تكون درجه التوريث ١٠٠٪، وهو ما يلاحظ -- عادة -- في عديد من الصفات البسيطة، كلون الأزهار مثلاً ومع نقص درجة التوريث إلى ٨٧.٥٪ يبدأ ظهور تداخل في السكل المظهرى بين فئات التراكيب الوراثية الثلاثة في حالة غياب السيادة، وبين التراكيب السائدة والمتنحية في حالة السيادة التامة، ويحدث ذلك نتيجة لتأثير البيئة على الشكل المظهرى للفرد؛ حيث تزيد قيمة الصفة بدرجات متفاوتة في بعض الأفراد، وتقل بدرجات متفاوتة – كذلك - في أفراد أخرى، تحمل جميعها نفس التركيب الوراثي ويزداد هذا التداخل مع زيادة تأثر الصفة بالعوامل البيئية – أى مع نقص درجة التوريث إلى أن تختفى الحدود بين توزيع فئات التراكيب الوراثية وبينما يقترب توزيع الصفة – بين أفراد الجيل الثاني – من التوزيع الطبيعي عند غياب السيادة فإنه يكون مجنحا Skewed نحو الصفة السائدة في حالة السيادة.

وتكون درجة التوريث مرتفعة – عادة – في الصفات البسيطة والنوعية عامة، بينما يكون منخفضة في الصفات الكمية، التي تشمل معظم الصفات الاقتصادية المهمة؛ فنجد أن درجة توريث بعض الصفات في نبات الذرة – على سبيل المثال – تقدر بنحو ٧٠٪ بالنسبة لصفة طول النبات، و ٢٥٪ بالنسبة للمحصول، و ١٧٪ بالنسبة صفة طول الكوز

وترجع أهمية درجة التوريث إلى أن الانتخاب لصفة ما تقل فاعليته كلما انخفضت درجة التوريث؛ لأن النباتات المنتخبة ربما لا تعكس حقيقة التراكيب الوراثية المرغوب فيها.

لذا .. فإن التعامل مع الصفات ذات درجات التوريث المنخفضة يتطلب أمرين هما:

١ – انتخاب عدد كبير من النباتات التي تظهر بها الصفة؛ لأن جزءًا كبيرا منها لا يكون ممثلا للتركيب الوراثي المرغوب فيه

٢ – اختبار نسل النباتات المنتخبة قبل الاستمرار في الاعتماد عليها في برنامج

التربية، ويفضل أن يختبر النسل فى مكررات، عندما تكون الصفة المعنية كمية، وذات درجة توريث شديدة الانخفاض

درجة التوريث على النطاق الضيق

إن أهم مكونات التباين الوراثى المؤثرة على فاعلية عملية الانتخاب هى التباين الإضافى، فمع افتراض أن الصفة يتحكم فيها جين واحد، ولا تتأثر بالعوامل البيئية (الرسوم العلوية من شكل ١٠-١) . نجد أن أى نبات منتخب - عند غياب السيادة - يكون ممثلاً للتركيب الوراثى المرغوب فيه، بينما تكون النباتات المنتخبة الحاملة للصفة السائدة - فى حالة السيادة - من أحد تركيبين وراثيين هما: السائد الأصيل، أو السائد الخليط وتزداد الحالة تعقيدًا كلما انخفضت درجة توريث الصفة - بطبيعة الحال - كما أن التفاعل بين الجينات غير الآليلية، والتفاعلات بين التأثيرات المختلفة للجينات وبعضها البعض، وبين الجينات وتأثير البيئة يقلل بدرجة أكبر من جدوى الانتخاب، لأن النباتات المنتخبة لا تكون ممثلة للتراكيب الوراثية المرغوب فيها، الأمر الذى لا يتأتى إلا حينما تكون الجينات التى تتحكم فى الصفة ذات تأثير إضافى، ولذا .. فإن درجة التوريث الأهم للمربى هى تلك التى تأخذ فى الاعتبار نسبة التباين الإضافى (V_A) إلى التباين الكلى (V_{Ph})، أو هى النسبة المئوية للتباين الإضافى من التباين الكلى، وتسمى درجة التوريث على النطاق الضيق Narrow Sense Heritability (تكتب اختصارًا NSH، ويرمز لها - كثيرًا - بالرمز h^2) وتكتب معادلتها العامة كما يلى

$$NSH = V_A / V_{Ph}$$

يعد التباين الإضافى (V_A) أهم مكونات هذه المعادلة، وتتبع عدة طرق لإيجاده (الفصول ٦-٨)، أو لإيجاد درجة التوريث عل النطاق الضيق مباشرة، كما سيأتى بيانه فى هذا الفصل

طرق تقدير درجات التوريث

تتنوع كثيرا الطرق المستخدمة فى تقدير درجات التوريث بمختلف صورها، وتتباين معها القيمة المقدرة. وبينما لا تتطلب بعض طرق التقدير إجراء أى تلقيحات أو دراسة للصفات المعنية فى مختلف العشائر الوراثية التى تنتج من التلقيح، فإن غالبية الطرق

تتطلب إجراء تلقيحات بين آباء منتخبة لهذا الغرض، ودراسة نباتات الجيلين الأول والثاني، فضلاً عن نباتات التلقيحات الرجعية في بعض الطرق

وقد سبق أن تناولنا بالشرح عديدًا من طرق التحليل الكمي التي يُتحصل منها على تقديرات لمختلف مكونات التباين الوراثي – وهي التي تعد أساسية لتقدير درجة التوريث على النطاق الضيق – كما يُتحصل من بعضها على تقديرات مباشره لدرجتي التوريث على النطاقين العريض والضيق

ونلقي – فيما يلي – مزيدًا من الضوء على مختلف الطرق التي تستعمل في تقدير درجتي التوريث، علمًا بأننا نستعمل – في هذا الجزء – الرمزين V، σ^2 للدلالة على التباين، و E، e للدلالة على البيئة، و G، g للدلالة على التركيب الوراثي، و A، و a للدلالة على التأثير الإضافي، و D، و d للدلالة على تأثير السيادة، وذلك دونما تمييز؛ كما تشير الرموز P_1، و P_2، و F_1، و F_2، و B_1، و B_2 لعشائر الأب الأول، والأب الثاني، والجيل الأول للتلقيح بينهما، والجيل الثاني، والتلقيح الرجعي للأب الأول، والتلقيح الرجعي للأب الثاني، على التوالي.

التقدير من واقع بيانات الآباء والجيلين الأول والثاني والتلقيحات الرجعية

تعتمد الطريقة على تقييم أداء النباتات الفردية، وتستخدم في تقدير درجة التوريث على النطاقين العريض والضيق ينتج أولا الجيل الأول بين سلالتين أصيلتين ورانيّ ثم ينتج الجيل الثاني، كما يلقح الجيل الأول رجعيًا مع كل من أبوية لإنتاج العشيرتين B_1 (عشيرة التهجين الرجعي مع أحد الأبوين)، والـ B_2 (عشيرة التهجين الرجعي مع الأب الآخر) يقيم أداء الآباء وعشيرتا الجيلين الأول والثاني، وعشيرتا التلقحين الرجعيين، ثم تحسب درجة التوريث على أي من النطاقين، كما يلي

١ – تقدر درجة التوريث على النطاق العريض، كما يلي (عن Allard ١٩٦٤):

$$BSH = V_G / V_{F2}$$

علمًا بأن

$$V_{F2} = [\Sigma x^2 - (\Sigma x)^2/n]\ n-1$$

$V_G = V_{F2} - V_E$

$V_E = (V_{P1} + V_{P2} + V_{F1}) /3$

أ - تقدر درجة التوريث على النطاق الضيق، كما يلى:

- معادلة ١ (عن Simmonds & Smartt ١٩٩٩):

$NSH = V_A / F_2$

علمًا بأن:

$V_{F2} = V_A + V_D + V_E$

$V_{B1} + V_{B2} = V_A + 2V_D + 2V_E$

$V_E = (V_{P1} + V_{P2} + V_{F1})/3$

ويحسب التباين الإضافى بطرح حاصل ضرب المعادلتين الأولى والثانية من المعادلة الثانية، ثم تحسب قيمة تباين السيادة بطرح التباين الإضافى من التباين الوراثى.

- معادلة ٢ (عن Benepal & Hall ١٩٦٧):

$NSH = V_A / V_{F2}$

علمًا بأن:

$V_A = 2(V_{F2} - ¼ V_D - V_E)$

$V_D = 4(V_{B1} + V_{B2} - V_{F2} - V_E)$

- معادلة ٣ (عن Mather & Jinks ١٩٧١، و Fehr ١٩٨٧).

$NSH = V_A / V_{F2}$

علمًا بأن:

$V_A = 2V_{F2} - V_{B1} - V_{B2}$

$V_D = V_{F2} - V_E - V_A$

- معادلة ٤ (عن Singh ١٩٩٣):

$NSH = V_A / V_{F2}$

علمًا بأن:

$V_{F2} = ½ V_A + ¼ V_D + V_E$

$V_{B1} + V_{B2} = ¼ V_A + ½ V_D + 2V_E$

$½ V_A = 2V_{F2} - (V_{B1} + V_{B2})$

$$V = (V_{F1} + V_{F2} + V_{F1})/3$$
$$+ V_A - V_{F2} - \tfrac{1}{2} V_H - V_F$$

٥ معادلة ٥ (عن Warner ١٩٥٢)

$$NSH = [2V_{F2} - (V_{1-BC} + V_{2-BC})]/V_{F2}$$

حيث يمثل (V_{F2}) تباين الجيل الثاني للتلقيح الفردي بين أبوين (P_1)، و (P_2)، بينما يمثل V_{1-BC}، و V_{2-BC} تباين الجيل الثاني للتلقيحات الرجعية بين نباتات الجيل الأول للتلقيح الفردي السابق وكل من أبوى التلقيح (P_1)، و (P_2) على التوالي. ويمثل البسط في المعادلة السابقة التباين الإضافي فقط، لذا فإن المعادلة تعد مقياسا لدرجة التوريث على النطاق الضيق.

التقدير من تحليل مكونات التباين

يمكن من جدول تحليل مكونات التباين لأى مجموعة من التراكيب الوراثية تقدير درجة التوريث على النطاق العريض، أما درجة التوريث على النطاق الضيق فيمكن تقدير من جداول تحليل التباين لتصاميم أخرى عديدة، مثل تصميم دايالل، وتصميم رقم ١، و تصميم رقم ٢

ويمكن الاقتداء بجدول (١٠-١) كمثال لطريقة تقدير درجة التوريث على النطاق العريض من جدول تحليل التباين لمجموعة من التراكيب الوراثية التي قيمت في تجربة بسيطة في موقع واحد ولعام واحد بتصميم القطع العشوائية الكاملة randomized complete block design

ويحسب التباين الوراثي من جدول تحليل التباين لمجموعة من التراكيب الوراثية، كما يلي

$$MSG = VE + rVG$$
$$= MSE + rVG$$
$$VG = (MSG - MSE)/r$$

ويحسب تباين الشكل المظهري (VP)، كما يلي

$$VP = VG + VE$$
$$= VG + MSE$$

ويلى ذلك حساب درجة التوريث على النطاق العريض (BSH)، كما يلى.

$$BSH = (VG / VP) \times 100$$

جدول (١٠-١): تحليل التباين لمجموعة من التراكيب الوراثية قيمت بتصميم القطع الكاملة العشوائية فى موقع واحد ولعام واحد[أ]

مصادر الاختلافات	درجات الحرية	MS	توقعات الـ mean squares
التراكيب الوراثية	g-1	MSG	VE + rVG
المكررات	r-1	MSR	VE + gVR
الخطأ التجريبى	(r-1)(g-1)	MSE	VE
المجموع	rg-1		

أ – دلالات الرموز: g = عدد التراكيب الوراثية، و r = عدد المكررات، و VG تباين التراكيب الوراثية، و VR = تباين المكررات، و VE = التباين البيئى، و MSG = متوسط مربع الانحرافات للتراكيب الوراثية، و MSR = متوسط مربع الانحرافات للمكررات، و MSE = متوسط مربع الانحرافات للخطأ التجريبى.

وعادة .. يُجرى التقييم فى أكثر من موقع ولأكثر من عام، وفى هذه الحالة تقدر درجة التوريث على النطاق العريض (H) من جدول تحليل التباين، كما يلى:

$$H = VG / (VG + VGY + VGL + VGLY + VE)$$

علمًا بأن:

VG = التباين الوراثى الكلى.

VGY = تباين التفاعل بين التركيب الوراثى وسنة الدراسة.

VGL = تباين التفاعل بين التركيب الوراثى وموقع الدراسة.

VGYL = تباين التفاعل بين التركيب الوراثى والسنة والموقع.

VE = تباين الخطأ التجريبى.

هذا .. ويعتبر VGY، و VGL، و VGYL بمثابة VGE أى تباين تفاعل التركيب الوراثى مع البيئة.

وإذا لم يتضمن التصميم الإحصائى الزراعة فى أكثر من موقع ولأكثر من موسم زراعى فلن يكون بالإمكان فصل الـ VGY، و الـ VGL، و الـ VGYL عن الـ VG، ومن ثم لا

يتحقق التقدم المتوقع من عملية الانتخاب كاملاً، ولا تكون قيمة درجة التوريث المقدرة دقيقه (عن Poehlman & Sleper ١٩٩٥).

كما يُعبر عن هذه المعادلة بصورة أخرى، كما يلى (عن Fehr ١٩٨٧)

$$BSH = \sigma^2 \;/\; (\sigma^2_e/rly) + (\sigma^2_{gly}/ly) + (\sigma^2_{gl}/l) + (\sigma^2_{gy}/y) + \sigma^2_g$$

تعتمد هذه الطريقة - فى تقدير مكونات التباين – على تقبيم عدد من العائلات الوراثية (بالنسبة للصفة المراد دراستها) فى عدة مناطق، وعلى مدى عدة سنوات، ويمكن أن تكون هذه العائلات من الجيل الثالث، أو الرابع، لتلقيح أو أكثر ويكون متوسط المربعات المتوقع expected mean squares لمصادر التباين المختلفة كما يلى (عن Allard ١٩٦٤)

مصدر التباين	درجات الحرية	توقعات متوسط مربع الانحرافات
العائلات	(f-1)	$V_e + r\,V_{aly} + ry\,V_{al} + rl\,V_{ay} + rly\,V_a$
العائلات × السنوات	(f-1) (y-1)	$V_e + r\,V_{aly} + rl\,V_{ay}$
العائلات × المواقع	(f-1) (l-1)	$V_e + r\,V_{aly} + ry\,V_{al}$
العائلات × السنوات × المواقع	(f-1) (y-1) (l-1)	$V_e + r\,V_{aly}$
الخطأ التجريبى	(r-1) (fly - 1)	V_e

علمًا بأن f تمثل عدد العائلات، و r : عدد المكررات، و l : عدد المواقع، و y عدد سنوات التقييم، و V_e تباين الخطأ التجريبى، و V_a التباين الناشئ عن الاختلافات بين العائلات، و V_{al} التباين الناشئ عن التفاعل بين العائلات والمواقع، ويعد مقياسا لما إذا كانت العائلات متجانسة فى سلوكها فى المواقع المختلفة، أم غير متجانسة، و V_{ay} التباين الناتج من التفاعل بين العائلات وسنوات الدراسة، و V_{aly} التباين الناتج من التفاعل بين العائلات والمواقع والسنوات.

يتبين مما تقدم أنه لكى يتم تقدير درجة التوريث يتعين فصل التباين الوراثى عن كل من تباينات التفاعلات التركيب الوراثى × الموقع (σ^2_{gl})، والتركيب الوراثى × السنة (σ^2_{gy})، والتركيب الوراثى × الموقع × السنة (σ^2_{gly})، وإلا كان تقدير التباين الوراثى متحيزا بالزيادة، مما يستتبع بالضرورة حدوث تحيز مماثل فى تقدير درجة التوريث،

ولا يتحقق هذا الفصل إلا إذا أجرى التقييم فى موقعين أو أكثر، وكذلك فى سنتين أو أكثر.

وبالمعادلات .. تكون درجة التوريث المقدرة – فى حقيقتها – كما يلى:

١ – عندما يكون التقييم فى موقع واحد وفى سنة واحدة:

$$h^2 = (\sigma^2_g + \sigma^2_{gl} + \sigma^2_{gy} + \sigma^2_{gly}) / \sigma^2_{ph}$$

حيث إن σ^2_{ph} هو تباين الشكل المظهرى (أى تباين الجيل الثانى).

٢ – عندما يكون التقييم فى موقع واحد فى سنتين أو أكثر:

$$h^2 = (\sigma^2_g + \sigma^2_{gl}) / \sigma^2_{ph}$$

٢ – عندما يكون التقييم فى موقعين أو أكثر خلال سنة واحدة:

$$h^2 = (\sigma^2_g + \sigma^2_{gy}) / \sigma^2_{ph}$$

هذا .. مع العلم بأن تقديرات درجة التوريث تكون فى جميع الحالات أكبر من حقيقتها إن كانت التفاعلات المختلفة مع التركيب الوراثى هامة، ولم يمكن تقديرها بسبب إجراء التقييم فى أقل من موقعين وأقل من سنتين (عن Fehr ١٩٨٧).

هذا .. ويكون تقدير درجة التوريث على النطاق العريض على أى من الأسس التالية:

التقدير على أساس النباتات الفردية

يتم التقدير على أساس النباتات الفردية عندما يعتمد الانتخاب على نباتات من عشيرة غير مجزأة إلى قطع تجريبية plots، أو بلوكات blocks، كما يلى:

$$h^2 = \sigma^2_g / (\sigma^2_w + \sigma^2 / \sigma^2_{ge} + \sigma^2_g)$$

حيث إن:

h^2 = درجة التوريث على النطاق العريض.

σ^2_g = التباين الوراثى.

σ^2_w = التباين بين النباتات داخل القطعة plot الواحدة.

σ^2 = التباين بين القطع plots أو البلوكات blocks
σ^2_{ge} = تباين التفاعل بين التركيب الوراثى والبيئة

كذلك تقدر درجة التوريث على النطاق العريض على أساس النباتات الفردية عندما تكون نباتات العشيرة موزعة على بلوكات (وحدات فى شبكة متسامتة grid مقسمة رأسيًا وأفقيًا)، مع مقارنة النباتات داخل البلوك ببعضها البعض دونما اعتبار لأداء النباتات التى توجد فى البلوكات الأخرى، وذلك بالمعادلة التالية

$$h^2 = \sigma^2 / (\sigma^2_w + \sigma^2_b + \sigma^2_g)$$

التقدير على أساس القطع التجريبية plots .. حسب المعادلة التالية

$$h^2 = \sigma^2_g / [(\sigma^2_w / n) + \sigma^2 + \sigma^2_{ge} + \sigma^2_g)] = \sigma^2_g / (\sigma^2_e + \sigma^2_t + \sigma^2_g)$$

حيث إن

n = عدد النبتات فى الوحدة التجريبية plot أو البلوك.
σ^2_e التباين الخطأ التجريبى، وهو يساوى (σ^2_w / n)

التقدير على أساس متوسط التركيب الوراثى . حسب المعادلة التالية

$$h^2 = \sigma^2_g / [(\sigma^2_e / rt) + \sigma^2_{ge} / t + \sigma^2_g$$

حيث إن

r = عدد المكررات.
t = عدد البيئات التى أجرى فيها الاختبار (عن Fehr ١٩٨٧).

التقدير على أساس قيمة ارتداد النسل على الآباء

أقتُرِحَ استعمال الارتداء الخطى بين أداء النسل على أداء الآباء فى تقدير درجة التوريث، علمًا بأن معادلة الارتداء الخطى، كما يلى

$$Y_i = a + bX_i + e_i$$

حيث إن

Y_i = أداء نسل الأب i.
a = متوسط أداء جميع الآباء المقيمة.

b = معامل الارتداد الخطى linear regression coefficient.

X_i = أداء الأب i.

e_i = الخطأ التجريبى الخاص بقياس X_i.

ويقصد بالآباء فى العشائر النباتية أى نبات أو سلالة عشوائية من العشيرة، ويقصد بالنسل النباتات التى تنمو من زراعة البذور التى تحصد من النباتات المنتخبة، سواء أنتجت هذه البذور بطريقة التلقيح الذاتى selfed progeny أم بطريق التلقيح الخلطى العشوائى half-sib progeny. كما يمكن استعمال ارتداد الأنسال على متوسط قيمة الأبوين الذى يمثل العلاقة بين متوسط الصفة فى الأبوين mid-parent point، ونسلهما المشترك full-sib offspring. وتستعمل - عادة - نباتات الجيل الثانى - الذى نفترض أن تتوفر فيه جميع الاختلافات الوراثية - فى تقدير معامل الارتداد الخطى؛ حيث تنتخب مجموعة كبيرة - نسبيًا - من النباتات، تكون ممثلة لكافة الأشكال المظهرية المشاهدة، ثم تؤخذ أنسالها، ويقدر متوسط الصفة فى كل نسل على حدة، ويلى ذلك .. حساب معامل الارتداد بالمعادلة السابقة.

وتعتمد العلاقة بين معامل الارتداد ودرجة التوريث على نوع النسل الذى يتم تقييمه. كذلك يحدد النسل المقيم أى نوع من درجتى التوريث (على النطاق العريض، أم على النطاق الضيق) يمكن الحصول عليها.

أولاً: عندما تكون الأنسال ناتجة من التلقيح العشوائى بين النباتات المنتخبة وبقية النباتات فى الحقل

دعنا نُقَيِّمُ أولاً العلاقة بين نسل أنصاف الأشقاء من نباتات الجيل الثانى؛ فهنا يُحصل على البذور الـ half-sib بتلقيح نبات جيل ثانٍ كأم بعينة عشوائية من الجاميطات من نباتات الجيل الثانى. وبذا .. فإن نصف الآليلات يُتحصل عليها من الأم، بينما يُتحصل على النصف الآخر من العشيرة، وتكون قيمة b المتحصل عليها من ارتداء الأنسال الـ half-sib على آبائها (أمهاتها) يساوى نصف قيمة درجة التوريث، وتضرب قيمته b المقدرة فى ٢ للحصول على تقدير لـ h^2.

إن معامل الارتداد الخطى (b) للعامل y على العامل x يُحصل عليه بالمعادلة التالية.

$$b = \sigma_{xy} / \sigma^2_x$$
$$= \Sigma(x-\bar{x})(y-\bar{y}) / \Sigma (x-\bar{x})^2$$
$$= ½ (V_A / V_{phenotype})$$

حيث إن

σ_{xy} = التباين المشترك بين الآباء (الأمهات) x وأنسالها (y)

σ^2_x = تباين الشكل المظهرى بين الآباء

علمًا بأن x تمثل قيم الآباء، و y تمثل قيم الأنسال. وقد تمثل x متوسط قيمة الأبوين لكل نسل

إن العلاقة الوراثية التى تتحدد بالتباين المشترك تحدد ما إذا كان البسط يتضمن التباين الإضافى فقط – حيث يكون التقدير لدرجة التوريث على النطاق الضيق – أم أنه يتضمن أنواعا أخرى من التباين الوراثى، حيث يكون التقدير لدرجة التوريث على النطاق العريض وفى حالة التباين المشترك للأنسال الـ half-sib على أمهاتها فإن المكونات الوراثية تتضمن التباين الإضافى والأنواع ذات التأثير الإضافى من التفوق، ولكنها لا تتضمن أى سيادة، ولذا فإن درجة التوريث المقدرة يمكن اعتبارها على النطاق الضيق إلاّ إذا كان الـ additive epistasis هامًّا وكبيرًا

ثانيًا: عندما تكون الأنسال ناتجة من التلقيح الذاتى

إن النوع الثانى لأنسال نباتات الجيل الثانى هو الذى ينتج من التلقيح الذاتى لعينة عشوائية من تلك العشيرة، وفيها يُحصل على جميع الآليلات – فى كل نسل – من النبات الأب الذى لقح ذاتيًا، وبذا تكون قيمة b مساوية لقيمة h^2. وتتضمن المكونات الوراثية التى تتحدد بالتباين المشترك للآباء والنسل على كل من: التباين الإضافى، وتباين السيادة، وتباين التفوق، وبذا .. فإن قيمة درجة التوريث المقدرة تكون على النطاق العريض

أما الأنسال الناتجة من التلقيح بين آباء منتخبة من نباتات الجيل الثانى – أو الـ full-sib progenies – فإنها تمثل النوع الثالث من النسل، وفيه يلزم لإجراء الحسابات

تقييم أداء كل أبوين، والنسل الناتج من التلقيح بينهما، وحساب متوسط الأبوين، ويلي ذلك حساب ارتداد الأنسال الـ full-sib على متوسطات كل أبوين (mid-parent values). ونجد في هذه الحالة أن آليات كل نسل full-sib يتحصل عليها من الأبوين، وبذا تكون قيمة b مساوية لقيمة h^2 إذا كانت تفاعلات الإضافة قليلة الأهمية يتضمن التباين المشترك في هذه الحالة التباين الإضافي والطرز الإضافية من حالات التفوق، أي إن درجة التوريث المقدرة تكون على النطاق الضيق ما لم يكن للـ additive epistasis أهمية كبيرة (عن Fehr ١٩٨٧).

يبين شكل (١٠-٢) مثالاً نظريًا لثلاث حالات من ارتداد الأنسال على الآباء، هي في حالة b = 1 (أي إن درجة التوريث ١٠٠٪)، و b = ٠,٦ (أي إن درجة التوريث عالية)، و b = صفرا (أي إن درجة التوريث = صفرًا). يتبين من الشكل كيف تكون قيم الأنسال ممثلة تمامًا لقيم الآباء، حينما تكون قيمة (b) واحدًا صحيحًا، وكيف أنه تكون متناثرة بالقرب من خط الإرتداد حينما تكون قيمة (b) عالية (وهي القيم الممثلة في الشكل بالنقط السوداء)، وكيف أنها تتناثر دونما علاقة بقيم الآباء عندما تكون درجة التوريث مساوية للصفر (وهي القيم الممثلة في الشكل بحروف x). أما شكلا (١٠-٣)، و (١٠-٤) .فيبينان تقديرين مختلفين لدرجة توريث صفة واحدة، هي المقاومة لعفن الجذور الجاف (الفيوزاري) في الفاصوليا، ولكن من مصدرين مختلفين هما السلالة 2114-12 في شكل (١٠-٣)، والسلالة N203 في شكل (١٠-٤).

يعتمد استعمال ارتداد الأنسال على الآباء على عدة فروض، كما يلي:

١ – أن تكون الصفة المراد درستها ذات وراثة مندلية

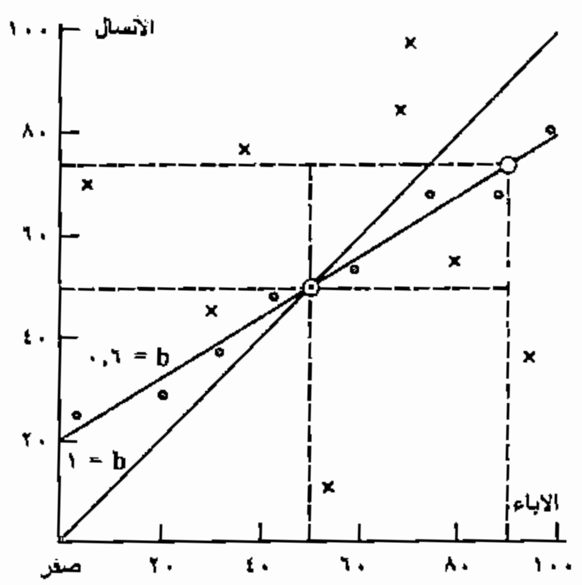
٢ – أن تكون النباتات ثنائية التضاعف.

٣ – أن يكون التلقيح عشوائيًا

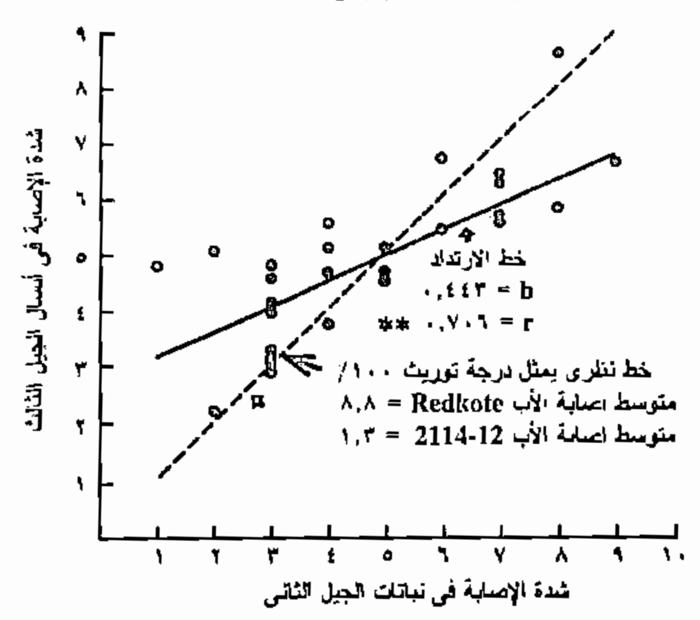
٤ – أن تكون العشيرة في حالة توازن ارتباطي، أو ألاّ يوجد ارتباط بين الجينات المتحكمة في الصفة.

٥ – ألا تكون الآباء مرباة داخليًا.

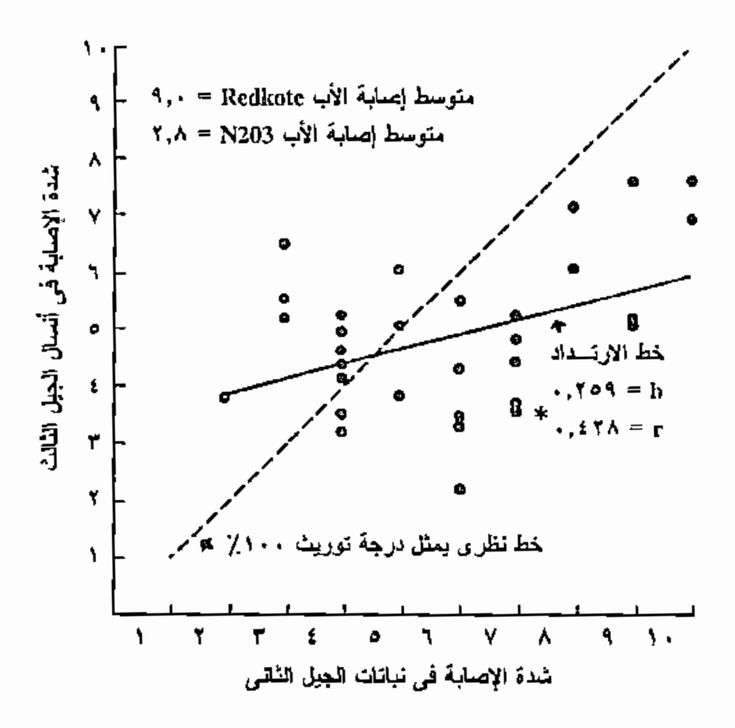
٦ – ألاّ يوجد ارتباط بيئي بين أداء الآباء وأداء النسل.



شكل (١٠-٢). مثال نظرى لثلاث حالات من ارتداد الأنسال على الآباء، هى عندما تكون قيمة b صفرًا (درجة التوريث = صفر كذلك)، و ٠,٦ (درجة التوريث عالية)، وواحدًا صحيحًا (درجة التوريث ١٠٠٪) (عن Simmond & Smartt ١٩٩٩)



شكل (١٠-٣). ارتداد أنسال الجيل الثالث على آبائها من نباتات الجيل الثانى لصفة المقاومة لعفن الجذور الجاف (الفيوزارى) للتلقيح 12-2114 × Redkote فى الفاصوليا (عن Hassan وآخرين ١٩٧١).



شكل (١٠-٤) ارتداد أنسال الجيل الثالث على آبالها من نباتات الجيل الثانى لصفة المقاومة لعفن الجذور الجاف (الفيوزارى) للتلقيح Redkote × N203 (عن Hassan وآخرين ١٩٧١).

ويؤدى عدم توفر أى من هذه الفروض إلى أن يصبح تقدير التوريث متحيزًا، ولا يشكل ذلك مشكلة - عادة - حينما تُوزع الآباء والأنسال عشوائيًّا مستقلة عن بعضها فى تجربة بمكررات. كما يمكن أخذ معامل تصحيح فى الاعتبار، عندما تكون الآباء مرباة داخليًا

التقدير على أساس قيمة الارتباط بين الآباء والأنسال

اقترح استخدام الارتباط بين الآباء والأنسال كبديل لارتداد الأنسال على الآباء من أجل تقدير درجة التوريث، الأمر الذى يفيد فى تجنب تأثير العوامل البيئية - بين سنوات الدراسة التى تقيم فيها الآباء والأنسال - على أداء النباتات المقيمة فى الصفات، والذى قد يؤدى - إن حدث - إلى الحصول على تقديرات لدرجة التوريث تزيد عن

١٠٠٪ أما عند الاستعانة بالارتباط . فإن استخدام البيانات فى صورة وحدات للانحراف القياسى يلغى تلك التأثيرات، ويحصل منها على معامل ارتباط مماثل لذلك المحصل عليه من الارتباط البسيط بين الآباء والأنسال.

تقدير درجة التوريث على أساس التقدير غير المباشر للتباين البيئى

اقترح تقدير درجة التوريث على النطاق العريض على أساس النباتات الفردية بطريقة تتضمن تقدير الصفة فى نبات الجيل الثانى لتلقيح فردى، وفى نباتات سلالتى الآباء الأصيلتان المستخدمتان فى إنتاج عشيرة الجيل الثانى

وتقدر درجة التوريث على النطاق العريض حسب المعادلة التالية

$$h^2 = [\sigma^2_{F2} - \sqrt{(\sigma^2_{P1})(\sigma^2_{P2})}] / \sigma^2_{F2}$$

حيث إن

h^2 = درجة التوريث على النطاق العريض

σ^2_{F2} = تباين الشكل المظهرى بين نباتات الجيل الثانى.

σ^2_{P1} = تباين الشكل المظهرى بين نباتات أحد الأبوين المستخدمين فى التهجين الفردى

σ^2_{P2} = تباين الشكل المظهرى بين نباتات الأب الآخر المستخدم فى التهجين الفردى

يتضمن σ^2_{F2} التباين الوراثى الإضافى، وتباين السيادة، وتباين التفوق، وكذلك التباين الذى يسببه التفاعل بين التركيب الوراثى والبيئة، والتباين الذى يعود إلى التأثيرات البيئية وهو تباين الخطأ التجريبى

ويقدر التباين البيئى بحساب التباين بين نباتات كل سلالة من سلالتى الآباء التى تعد كل منها متجانسة وراثيًا، وكذلك من التباين بين نباتات الجيل الناتج من التلقيح بين السلالتين الأصيلتين، والأفضل حساب التباين البيئى باعتباره الجذر التكعيبى لحاصل ضرب تباينات الأب الأول × الأب الثانى × الجيل الأول

وبذا .. يكون البسط فى المعادلة السابقة هو:

$$\sigma^2_{F2} - \sqrt[3]{(\sigma^2_{P1})(\sigma^2_{P2})(\sigma^2_{F1})}$$

ومن أهم نقاط الضعف فى المعادلة السابقة أن التباين البيئى بين نباتات الجيل الثانى قد لا يساوى ذلك المحسوب من الآباء أو من الجيل الأول. ففى الأنواع النباتية التى تتعرض للتدهور مع التربية الداخلية، نجد أن النباتات المرباة داخليًّا الضعيفة النمو قد تتعرض لتباينات بيئية كبيرة عن نباتات الجيل الثانى. وعندما تكون قوة الهجين كبيرة فإن نباتات الجيل الأول قد تكون أقل حساسية للتقلبات البيئية عن نباتات الجيل الثانى (عن Fehr ١٩٨٧).

طريقة تقدير درجة التوريث المدركة أو الواقعة

يمكن تقدير درجة التوريث بمقدار التحسن الوراثى الذى يتحقق فعلاً بالانتخاب فى العشيرة، وهى التى تعرف بدرجة التوريث المدركة أو الواقعة realized heritability.

وتستخدم فى تقدير درجة التوريث المدركة المعادلة التالية:

$$h^2 = R / S$$

حيث إن:

R = الاستجابة الفعلية للانتخاب.

S = معامل الانتخاب التفاضلى selection differential، وهو الفرق بين متوسط أداء الأفراد المنتخبة من العشيرة ومتوسط أداء تلك العشيرة التى يجرى عليها الانتخاب.

وللتعرف على الطريقة الفعلية لحساب كل من R، و S نأخذ مثالاً يُجرى فيه الانتخاب على نباتات الجيل الثانى لإنتاج الجيل الثالث، وتتطلب الحسابات تقييم أداء ما يلى:

١ – متوسط عشيرة الجيل الثانى، وهى: $\bar{X}_{F2}$.

٢ – متوسط الأفراد المنتخبة من عشيرة الجيل الثانى، وهى: $\bar{X}_{s,F2}$.

٣ – متوسط عشيرة الجيل الثالث التى تنتج من الجيل الثانى كله، وهى: $\bar{X}_{F3}$.

٤ – متوسط عشيرة الجيل الثالث للأفراد المنتخبة من الجيل الثانى، وهى: $\bar{X}_{s,F3}$

وبذا   تقدر قيمة h^2 كما يلى

$$h^2 = (\bar{x}_{s,F3} - \bar{x}_{F3}) / (\bar{x}_{s,F2} - \bar{x}_{F2})$$

وكما يتضح من المناقشة السابقة، فإن درجة التوريث يتم تقديرها على أساس سلوك النباتات الفردية

كذلك يمكن تقدير درجة التوريث المدركة بطريقة أخرى تعتمد على متوسطات مجموعات النباتات المنتخبة من الجيل الثانى والتى تكون عالية ($\bar{x}_{H,F2}$) و منخفضة ($\bar{x}_{L,F2}$) فى الصفة المعنية، ومتوسطات أنسالها فى الجيل الثالث ($\bar{x}_{H,F3}$، و $\bar{x}_{L,F3}$، على التوالى)، كما يلى:

$$h^2 = (\bar{x}_{H,F3} - \bar{x}_{L,F3}) / (\bar{x}_{H,F2} - \bar{x}_{L,F2})$$

وتجدر الإشارة إلى أن تقديرات درجة التوريث المدركة أو الواقعة قد لا تمثل الحقيقة وتكون متحيزة إذا أثرت عوامل أخرى غير الانتخاب على أداء الأفراد، كما يحدث – عادة – بفعل اختلاف العوامل البيئية فى موسمى التقييم، والتربية الداخلية وكذلك احتمالات وجود تأثير منتظم للبيئة فى التراكيب الوراثية فى العشيرة، أو حدوث تدهور فى قوة النمو مع التربية الداخلية.

طريقة تقدير درجة التوريث المشتركة

تعبر درجة التوريث المشتركة coheritability عن النسبة بين التباين الوراثى المشترك genetic covariance وتباين الشكل المظهرى المشترك phenotypic covariance، فهى تتعامل مع وراثة صفتين منفصلتين فى آن واحد، وبالتالى فى التحسين الوراثى لكلا الصفتين فى آن واحد

وتقدر درجة التوريث المشتركة بالمعادلة التالية

$$\text{Coheritability}_{(x1\,x2)} = GCOV_{x1x2} / (PCOV_{x1x2}) \times 100$$

حيث إن GCOV، و PCOV هما التباين الوراثى المشترك وتباين الشكل المظهرى المشترك – على التوالى – للصفتين x_1، و x_2 ويعبر عن درجة التوريث المشتركه كنسبة مئوية

ويستدل من القيم العالية المقدرة لدرجة التوريث المشتركة على أن الزيادة في إحدى الصفات الكمية تقود – في الوقت ذاته – إلى زيادة أخرى في الصفة المشتركة معها (عن Singh & Naryanan ١٩٩٣).

العوامل المؤثرة في تقديرات درجة التوريث ودقتها

يتأثر تقدير درجة توريث صفة ما بعديد من العوامل؛ ولذا .. فإن القيم المتحصل عليها يجب أن تفسر في نطاق الطريقة التي اتبعت للحصول عليها؛ ذلك لأن قيم التباين الإضافي لصفة ما .. قد تختلف من صنف إلى آخر، ومن عشيرة وراثية لأخرى، كما أن درجة التوريث هي حاصل قسمة قيمتين، يكون فيهما التباين البيئي (V_I) أحد المكونات الهامة للمقام، وهو الذي يتأثر كثيرًا بالتصميم التجريبي المتبع، وبعدد المكررات المستعملة، ومساحة الوحدات التجريبية ... إلخ.

وأيًا كانت الطريقة التي تتبع في تقدير درجة التوريث .. فإن دقة التقدير تتأثر بالعوامل التالية:

١ – الاحتياطات التي يتخذها المربي لتقليل الخطأ التجريبي experimentall error إلى أدنى مستوى ممكن، حيث تزيد دقة التقدير كلما انخفض الخطأ التجريبي؛ ذلك لأن زيادة الخطأ التجريبي تكون على حساب التباين الوراثي ويتأثر تقدير الخطأ التجريبي بكل من دقة تسجيل النتائج، ومدى تجانس العوامل البيئية في موقع الدراسة.

ويمكن تلخيص أهم العوامل المؤثرة في حجم الخطأ التجريبي، فيما يلي

أ – حجم العينة المستخدمة في التقدير .. حيث تعطي العينات الأكبر حجمًا تقديرات أقرب إلى الحقيقة.

ب – طريقة أخذ العينات .. حيث تكون التقديرات حقيقية غير متحيزة حينما تكون العينات قد أخذت عشوائيًا، والعكس بالعكس

جـ – تفيد زيادة حجم الوحدات التجريبية، وزيادة أعداد المكررات في خفض مقدار التباين البيئي؛ ومن ثم زيادة قيمة كل من V_G، و V_A كنسبة مئوية من التباين الكلي

٢ - يعتبر أى تقدير يتم التوصل إليه لدرجة التوريث خاصًا بكل من الجيرمبلازم المستعمل، وطريقة التقدير، والظروف البيئية السائدة عند إجراء التقدير

٣ – لا يمكن التوصل إلى تقديرات عالية لأى من V_A أو V_G إن لم تكن الآباء المستعمله فى دراسة التقدير على درجة كبيرة من التباين والتباعد الوراثى فى الصفة محل الدراسة كذلك يزداد التباين الوراثى بزيادة درجة التربية الداخلية فى الآباء المستخدمة، فتكون قيمة درجة التوريث أعلى عند تقديرها من الـ F_4 أو الـ F_5 عما تكون عليه الحال عند تقديرها من الـ F_2

٤ – طريقه الحساب حيث تتأثر درجة التوريث إلى حد ما بطريقة التحليل الوراثى الكمى المستخدمة فى الدراسة

٥ - عدد المواقع locations، والسنوات years التى يجرى فيها اختبار درجة التوريث، عندما يكون الاختبار على أساس متوسط الداخل (العشائر الوراثية) -entry mean basis، حيث يتأثر التقدير بعدد النباتات فى كل مكررة، وعدد المكررات، وعدد المواقع، وعدد سنوات تقييم التركيب الوراثى، فيؤدى الإخفاق فى تقدير تباينات تفاعل التركيب الوراثى × الموقع (V_{gl})، والتركيب الوراثى × السنة (V_{gy})، والتراكيب الوراثى × الموقع × السنة (V_{ly}) إلى ظهور زيادة غير حقيقية فى تقدير درجة التوريث ولا يمكن فصل التباين الوراثى (V_G) عن تباينات التفاعل الثلاثة، إلا إذا قُيِّمت التراكيب الوراثية فى موقعين، وعلى مدى سنتين كحد أدنى

وبخلاف ذلك فإن البسط فى معادلة حساب درجة التوريث سوف يحتوى على ما يلى

أ – V_G، و V_{gl} فى حالة إجراء التقييم فى موقع واحد على مدى سنتين أو أكثر.
ب – V_G، و V_{gy} فى حالة إجراء التقييم فى موقعين أو أكثر فى موسم زراعى واحد
جـ – V_G، و V_{gl}، و V_{gy}، و V_{gly} فى حالة إجراء التقييم فى موقع واحد، ولموسم زراعى واحد

٦ – تتأثر تقديرات درجة التوريث – كذلك – بحالات عدم التوازن الارتباطى linkage disequilibrium، فمن المعروف أن آليلين مختلفين – على كل من موقعين مختلفين على نفس الكروموسوم – يمكن أن يكونا فى حالة نظام ازدواجى AB/ab، أو

نظام تنافرى Ab/aB. وتعتبر العشيرة فى حالة عدم توازن ارتباطى حينما لا تكون نسبتا الارتباط الازدواجى والتنافرى متساويتين. ويمكن أن تؤثر حالة عدم التوازن الارتباطى على تقديرات درجة التوريث بتسببها فى إحداث زيادة أو نقص فى تقديرات كل من التباين الإضافى وتباين السيادة؛ علمًا بأن الزيادة فى تقديرات التباين الإضافى تؤدى إلى تحيز بالزيادة فى تقدير درجة التوريث، والعكس صحيح.

تؤدى زيادة نسبة حالة الارتباط الازدواجى بصورة ملحوظة إلى إحداث زيادة غير واقعية فى تقديرات كلا من التباين الإضافى وتباين السيادة، هذا بينما تؤدى زيادة نسبة حالة الارتباط التنافرى بصورة ملحوظة إلى إحداث تحيزًا بالزيادة فى تباين السيادة، وتحيزًا آخر بالنقص فى التباين الإضافى.

ويمكن خفض حالة عدم التوازن الارتباطى بالتزاوج العشوائى لأفراد العشيرة، ويتوقف عدد أجيال التزاوج العشوائى التى تلزم للوصول إلى حالة التوازن الارتباطى على شدة الارتباط (عن Fehr ١٩٨٧).

الفصل الحادى عشر

التفاعل بين التركيب الوراثى والبيئة

تعريف التفاعل بين التركيب الوراثى والبيئة وأهميته

تشمل البيئة جميع العوامل الجوية والأرضية بالإضافة إلى العمليات الزراعية المتبعة، وهى تؤثر – منفردة، ومجتمعة – فى أداء التراكيب الوراثية كما سبق أن أوضحنا، ويحدث التفاعل بين التراكيب الوراثية والبيئة حينما يختلف الأداء النسبى للتراكيب الوراثية المختلفة فى البيئات المختلفة.

وبينما يمكن التنبؤ ببعض مكونات البيئة (مثل نوع التربة وموعد الزراعة، وكثافة الزراعة) . فإن بعض المكونات الأخرى لا يمكن التنبؤ بها مثل موقع الزراعة وسنة الزراعة، ويعطى كل منها تفاعلاً خاصًا به مع التركيب الوراثى؛ مثل تفاعلات التركيب الوراثى × نوع التربة، والتركيب الوراثى × موعد الزراعة، والتركيب الوراثى × كثافة الزراعة، والتركيب الوراثى × الموقع، والتركيب الوراثى × السنة، والتركيب الوراثى × الموقع × السنة.

مثال توضيحى

يبين شكل (١١–١) مقارنة التفاعل بين التركيب الوراثى والبيئة لصنفين. تمثل الرسوم البيانية العلاقات التى يمكن أن توجد بين صفة المحصول وخصوبة التربة فى الصنفين، وهى كما يلى: (أ) يزداد المحصول فى كلا الصنفين زيادة منتظمة بزيادة خصوبة التربة .. الخطان متوازيان ولا يوجد تفاعل بين التركيب الوراثى والبيئة، و (ب) يزداد المحصول فى كلا الصنفين بزيادة خصوبة التربة، إلا أن الزيادة فى أحدهما تزداد بمعدل أعلى – بزيادة خصوبة التربة – عما فى الصنف الآخر؛ أى إنه يوجد تفاعل بين التركيب الوراثى والبيئة، و (جـ) يزداد المحصول فى كلا الصنفين بزيادة خصوبة التربة إلا أن أحدهما يكون محصوله أعلى فى ظروف الخصوبة المنخفضة، بينما

يكون الآخر هو الأعلى محصولاً فى ظروف الخصوبة العاليــة، وتلك حالـة أخـرى مـن التفاعل (عن Poehlman & Sleper ١٩٩٥)



شكل (١١-١): ثلاثة طرز تمثل كيفية تأثر التراكيب الوراثية بالتغير فى أحد العوامل البيئية مثــلاً فى خصوبة التربة. يراجع المتن لتفاصيل

ويتطلب اختبار جوهرية الأنـواع المختلفة مـن التفاعلات إجـراء التجـارب تحليله بالتصميم المناسب فى موقعين علـى الأقـل، علـى مـدى سنتين علـى الأقـل مـع وجـود مكررين على الأقل فى كل تجربة. وكلمـا زاد عـدد المكررات، أمكن الحصـول علـى تقدير أفضل للخطأ التجريبى، بينما تؤدى زيادة موقع الدراسة أو سـنوات إجرائهـا إلى زيادة فرصة تمثيل مختلف العوامل البيئية. ويمكن الرجـوع الى أحـد مراجـع الإحصـاء مثـل Steel & Torrie (١٩٦٠)، و Snedecor & Cochran (١٩٦٧) للإطـلاع علــى تفاصيل طرق إجراء وتحليل هذه النوعية من الدراسات

عامل الثبات

يقدر عامل الثبات stability factor (أو SF) حسب المعادلة التالية

$$SF = \bar{X}_{HE} / \bar{X}_{LE}$$

حيث إن:

$\bar{X}_{HE}$ - متوسط قيمة التركيب الوراثى فى البيئة التى يعطى فيها أعلى محصول

$\bar{X}_{LE}$ - متوسط قيمة التركيب الوراثى فى البيئة التى يعطى فيها أقــل محصـول

وكلما انخفضت قيمة عامل الثبات عن الواحد الصحيح كلما دل ذلك علـى حساسـية التركيب الوراثى للتغيرات البيئية (عن Chahal & Gosal ٢٠٠٢)

أهمية التفاعل بين التركيب الوراثى والبيئة

يفيد تفهم الأنواع المختلفة – من تفاعلات مكونات البيئة مع التركيب الوراثى – فى إنتاج أصناف خاصة من المحاصيل الزراعية، تصلح لبيئات معينة، أو للزراعة فى أراض معينة، أو بكثافة معينة، أو فى مواسم معينة .. إلخ كما يفيد ذلك المربى فى إجراء الاختبارات على الأصناف الجديدة، بحيث يمكن قصرها على مكونات البيئة التى تتفاعل مع التركيب الوراثى

هذا وكلما قلت التفاعلات بين التركيب الوراثى ومكونات البيئة كان ذلك دليلا على أن التركيب الوراثى (الصنف الجديد) أكثر تأقلمًا على الظروف البيئية، ويتوقع أن يبقى أداؤه (محصوله) ثابتًا باختلاف الظروف

النماذج الإحصائية المستعملة فى تقدير التفاعلات بين التركيب الوراثى والبيئة

عند إجراء تجارب تقييم التراكيب الوراثية لأكثر من سنة فى أكثر من موقع، فإن متوسط الشكل المظهرى لأى تركيب وراثى ($\bar{x}$)، يكون محصلة لكل مما يلى

$$\bar{x} = \mu + g + r + l + y + gl + gy + ly + gly + e$$

حيث إن:

μ = المتوسط العام للعشيرة.

r، و l، و y = تأثيرات المكررات، والمواقع، والسنوات، على التوالى

e = الخطأ التجريبى

gl، و gy، و ly، و gly هى أنواع ومستويات مختلف التفاعلات.

وبذا . إذا ما قدر التباين الوراثى من تجربة أجريت فى موقع واحد لعام واحد فإن التباين الوراثى المقدر VG يدخل ضمنه – كذلك – مختلف تباينات التفاعل (وهى VGL، و VGY، و VGLY)، أى إن التباين الوراثى المقدر من تلك التجارب يكون متحيزًا بالزيادة، ولا يمكن فصل تباينات المستويات المختلفه من التفاعل عنه إلاّ بإجراء الدراسة لأكثر من عام وفى أكثر من موقع (عن Singh ١٩٩٣).

ويحدث التفاعل بين البيئة والوراثة – بالنسبة لصفة المحصول – عندما تستجيب التراكيب الوراثية بصورة مختلفة لأى تغير فى الظروف البيئية.

وغالبًا نجد أن تأثير التفاعل بين التركيب الوراثى والبيئة يتساوى مع تأثير التركيب الوراثى أو يزيد عنه ويوفر هذا التفاعل فرصة للمربى لتحسين المحصول بالعمل على انتخاب أفضل التراكيب الوراثية فى كل بيئة (Yan & Hunt ١٩٩٨)

ويفيد تحليل التباين لتجارب تقييم الأصناف أو أية عشائر وراثية فى مواقع مختلفة أو عبر عدة سنوات فى الحصول على متوسط مربع الانحرافات الذى يرجع إلى التفاعل بين التراكيب الوراثية والبيئة، والذى يمكن اختبار معنويته باختبار F (MS_1/MS_3)، كما يلى

مصدر التباين	درجات الحرية	متوسط مجموع المربعات	التوقعات (علام يدل ؟)
البيئات environments	e-1		
التراكيب الوراثية genotypes	g-1	MS_1	V + rVGE + reVG
التركيب الوراثى × البيئة	(e-1) (g-1)	MS_2	V + rVGE
الخطأ التجريبى	ge (r-1)	MS_3	V

علما بأن

V - تباين الخطأ التجريبى

r، و e، و g – عدد المكررات، وعدد البيئات، وعدد التراكيب الوراثية، على التوالى

VG = تباين التراكيب الوراثية

VGE – تباين التفاعل بين التركيب الوراثى والبيئة (عن Agrawal ١٩٩٨)

ويرغب المربى - عادة فى اختبار أداء مجموعة معينة من الأصناف وتكرار التقييم فى العام التالى للأصناف ذاتها، ولذا فإن تأثير الأصناف فى تحليل التباين يعد ثابتا fixed وبالمثل فإن البيئة (مواقع ثابتة) قد يتم اختيارها لتمثل ظروفا بيئية يحتمل أن تنتشر فيها زراعة الصنف الجديد ويعنى ذلك ثبات تأثير الموقع - كذلك – نظرا لأن المربى يمكنه تكرار الدراسة فى العام التالى بزراعة نفس مجموعة الأصناف فى نفس الموقع وبذا فإن كل دلائل الموديل الإحصائى تمثل ثوابت لتأثيرات ثابتة (النموذج بجدول ١١–١) أما إذا اختبرت الأصناف فى سنوات مختلفة (متغيرات غير متحكم فيها) فإن تأثير السنة يجب اعتباره اعتباطى وإذا كانت الأصناف المختبرة تمثل

عينة عشوائية من عشيرة أكبر، فإن التأثير الرئيسى للأصناف سيعتبر - كذلك عشوائيًا، وهو ما يميز النموذج الإحصائى ذات التأثير العشوائى (نموذج ٢ بجدول ١١-١) ومع وضوح الاختيار بين التأثيرات الثابتة، والتأثيرات العشوائية (نموذج ١)، والتأثيرات المختلطة (ثبات الأصناف وعشوائية البيئات - نموذج ٢)، فإن ذلك الاختبار يكون له تأثيرات كبيرة على اختبارات المعنوية وتوقعات متوسطات الانحرافات (جدول ١١-١)

وتختبر التأثيرات الرئيسية وتفاعلاتها - فى تحليل التباين - كما يلى:

١ - عندما تكون كل التأثيرات الرئيسية مثبتة، فإنها وتفاعلاتها نختبر مقابل متوسط انحرافات الخطأ التجريبى

٢ - عندما تكون كل التأثيرات الرئيسية عشوائية، فإنها يجب أن تختبر مقابل متوسط انحرافات التفاعل، بفرض أن متوسط انحرافات التفاعل معنوى مقابل متوسط انحرافات الخطأ التجريبى

٣ - أما فى حالة التأثيرات المختلطة، فإن التأثيرات الرئيسية العشوائية يتم اختبارها مقابل متوسط انحرافات الخطأ التجريبى، بينما تختبر التأثيرات الرئيسية الثابتة مقابل متوسط انحرافات التفاعل بفرض أن متوسط انحرافات التفاعل ذاتها جوهرية مقابل متوسط انحرافات الخطأ التجريبى.

وتجدر الإشارة إلى أن متوسط قيم البيئات أو التراكيب الوراثية تعبر عما يُتوقع من كل منهما - على التوالى - فقط عندما يكون التفاعل بين البيئة والتركيب الوراثى غير معنوى. ففى وجود هذا التفاعل المعنوى تفقد التأثيرات الرئيسية كثيرًا من معناها لأن الأداء العام لأى تركيب وراثى عبر كل البيئات لا يعبر بالضرورة عن أدائه الحقيقى فى أى بيئة معينة. وبالمثل . فإن أى بيئة ذات متوسط عام عال لا تكون بالضرورة هى الأفضل لكل التراكيب الوراثية.

ويأخذ تحليل التباين شكلاً مختلفًا (جدول (١١-٢) عندما تختبر التراكيب الوراثية فى مواقع مختلفة على مدى عدة سنوات، باتباع نموذج العشوائية. وتبعًا للدراسة ذاتها، فإن توقعات متوسطات الانحرافات المختلفة تسمح بتقدير مختلف مكونات التباين التى تهم المربى.

جدول (١١–١): توقعات متوسط الانحرافات (EMS) ونسب F لمختلف النماذج الإحصائية (الثابتة fixed effects، والعشوائية random effects، والمختلطة mixed effects حيث التراكيب الوراثية هي الثابتة والبيئات هي العشوائية).

Source مصادر الاختلافات	MS	Fixed effects EMS	F	Random effects EMS	F	Mixed effects (Geno. fixed, En. random) EMS	F
البيئات	M_1	$\sigma_e^2 + rg \frac{\Sigma_i \varepsilon_i^2}{(n-1)}$	$\frac{M_1}{M_4}$	$\sigma_e^2 + r\sigma_{ge}^2 + rg\sigma_\varepsilon^2$	$\frac{M_1}{M_3}$	$\sigma_e^2 + rg\,\sigma_\varepsilon^2$	$\frac{M_1}{M_3}$
التراكيب الوراثية	M_2	$\sigma_e^2 + rn \frac{\Sigma_i g_i^2}{(n-1)}$	$\frac{M_2}{M_4}$	$\sigma_e^2 + r\sigma_{ge}^2 + rn\,\sigma_g^2$	$\frac{M_2}{M_3}$	$\sigma_e^2 + r\sigma_{ge}^2 + \frac{rn\sigma_g^2}{g-1}$	$\frac{M_2}{M_4}$
التركيب الوراثي × البيئة	M_3	$\sigma_e^2 + \frac{\Sigma_i \Sigma_j (g\varepsilon)_{ij}^2}{(g-1)(n-1)}$	$\frac{M_3}{M_4}$	$\sigma_e^2 + r\sigma_{ge}^2$	$\frac{M_3}{M_4}$	$\sigma_e^2 + r\sigma_{ge}^2$	$\frac{M_3}{M_4}$
الخطأ التجريبي	M_4	σ_e^2		σ_e^2		σ_e^2	

جدول (١١-٢): تحليل التباين للتراكيب الوراثية المختبرة عبر عدة سنوات فى عدة مواقع.

Source	df	MS	EMS	F
Replications within locations and years	$ly(r-1)$	M_1	$\sigma_e^2 + g\sigma_r^2$	M_1/M_9
Years	$(y-1)$	M_2	$\sigma_e^2 + r\sigma_{gly}^2 + rg\sigma_{ly}^2 + rl\sigma_{gy}^2 + rlg\sigma_y^2$	≠
Locations	$(l-1)$	M_3	$\sigma_e^2 + r\sigma_{gly}^2 + rg\sigma_{ly}^2 + ry\sigma_{gl}^2 + rgy\sigma_l^2$	≠
Genotypes	$(g-1)$	M_4	$\sigma_e^2 + r\sigma_{gly}^2 + ry\sigma_{gl}^2 + rl\sigma_{gy}^2 + rly\sigma_g^2$	≠
Years × locations	$(y-1)(l-1)$	M_5	$\sigma_e^2 + r\sigma_{gly}^2 + rg\sigma_{ly}^2$	M_5/M_8
Genotypes × years	$(g-1)(y-1)$	M_6	$\sigma_e^2 + r\sigma_{gly}^2 + rl\sigma_{gy}^2$	M_6/M_8
Genotypes × locations	$(g-1)(l-1)$	M_7	$\sigma_e^2 + r\sigma_{gly}^2 + ry\sigma_{gl}^2$	M_7/M_8
Genotypes × locations × years	$(g-1)(l-1)(y-1)$	M_8	$\sigma_e^2 + r\sigma_{gly}^2$	M_8/M_9
Residual error	$ly(g-1)(r-1)$	M_9	σ_e^2	

≠ يراجع المتن لأجل طريقة حساب قيمة F

جدول (١١-٣): مكونات التباين لتجارب تختلف فى عدد المواقع وعدد سنوات الدراسة.

Kind of experiment نوع التجربة	Components of مكونات	
	σ_g^2	σ_{ge}^2
موقع واحد فى سنة واحدة	$\sigma_g^2 + \sigma_{gl}^2 + \sigma_{gy}^2 + \sigma_{gly}^2$ ≠	No estimate
موقعان أو أكثر فى سنة واحدة	$\sigma_g^2 + \sigma_{gy}^2$ ≠	$\sigma_{gl}^2 + \sigma_{gly}^2$ (o)
سنتان أو أكثر فى نفس الموقع	$\sigma_g^2 + \sigma_{gl}^2$ ≠	$\sigma_{gy}^2 + \sigma_{gly}^2$ (o)
سنتان أو أكثر فى موقعان أو أكثر	σ_g^2	$\sigma_{gy}^2 + \sigma_{gl}^2 + \sigma_{gly}^2$ (oo)

σ_{ge}^2 is the genotype-environment interaction variance

≠ σ_g^2 is inflated by different components of σ_{ge}^2

o The two components of σ_{ge}^2 cannot be separated

oo All the three components of σ_{ge}^2 can be separated

ويستكمل جدول (١١–٣)، و (١١–٤) بيان تحليل التبـاين لمختلـف الحـالات (عـن Fehr ١٩٨٧)

وتقدر الانحرافات القياسية لمكونات التباين تلك بتطبيق المعادلة العامة لحساب تباين مختلف مكونات التباين ثم أخذ جذرها التربيعي، فمثلا

$$SE\ of\ \sigma^2_{g} = \sqrt{Variance\ of\ \sigma^2_{g}}$$

(عن Chahal & Gosal ٢٠٠٢)

جدول (١١ – ٤). دالات مختلف مكونات التباين.

الدالة [1]	مكون التباين
$(M_4$ [illegible] $M_7 + M$ [illegible]$)/rt$	σ^2_g
$(M_7$ M_5 [illegible] $+ M$ [illegible]	σ^2_y
$(M_3$ M [illegible] $M_7 + M$ [illegible]	σ^2_l
$(M_7$ M [illegible]$)/ry$	σ^2_{gl}
$(M_6 - M_1)\ rl$	σ^2_{gy}
$(M_5 - M_8)/rg$	σ^2_{ly}
$(M_8 - M_9)/r$	σ^2_{gly}
M_9	σ^2_e

[1] – يرجع جدول (١١ ٢) لتحديد قيم M_1 الى M_9

ويلخص جدول (١١ ٥) تحليل التباين لتجارب على محصول حولى فى حالات اختلاف عدد المواقع وسنوات الدراسة

مدلولات معنوية التفاعلات المختلفة بين التركيب الوراثى والبيئة

إن وجود تفاعل معنوى بين البيئة والتركيب الوراثى يعنى أن الحصول على تقدير للتباين الوراثى من تجربة تجرى فى بيئة واحدة سوف يتضمن تأثيرات التفاعل الذى لا يمكن تقديره إلاّ عند إجراء الدراسة فى أكثر من بيئة واحدة، مما يعنى أن تقديرات درجات التوريث المتحصل عليها من دراسات كهذه تكون متحيزة بالزيادة

جدول (١١-٥): تحليل التباين لتجارب على محصول حولى فى حالات اختلاف عدد المواقع وسنوات الدراسة (عن Fehr ١٩٨٧).

مصادر التباين	درجات الحرية	متوسط مربع الانحرافات المتوقع
موقع واحد فى سنة واحدة		
Replications	$r-1$	-
Genotypes	$g-1$	$\sigma_e^2 + r(\sigma_g^2 + \sigma_{gl}^2 + \sigma_{gy}^2 + \sigma_{gly}^2)$
Error	$(r-1)(g-1)$	σ_e^2
موقع واحد فى سنتين أو أكثر		
Years	$y-1$	-
Replications in years	$y(r-1)$	-
Genotypes	$g-1$	$\sigma_e^2 + r(\sigma_{gy}^2 + \sigma_{gly}^2) + ry(\sigma_g^2 + \sigma_{gl}^2)$
Genotypes × years	$(g-1)(y-1)$	$\sigma_e^2 + r(\sigma_{gy}^2 + \sigma_{gly}^2)$
Error	$y(r-1)(g-1)$	σ_e^2
سنة واحدة فى موقعين أو أكثر		
Locations	$l-1$	—
Replications in locations	$l(r-1)$	—
Genotypes	$g-1$	$\sigma_e^2 + r(\sigma_{gl}^2 + \sigma_{gyl}^2) + rl(\sigma_g^2 + \sigma_{gy}^2)$
Genotypes × locations	$(g-1)(l-1)$	$\sigma_e^2 + r(\sigma_{gl}^2 + \sigma_{gly}^2)$
Error	$l(r-1)(g-1)$	σ_e^2
موقعين أو أكثر فى سنتين أو أكثر		
Years	$y-1$	-
Locations	$l-1$	—
Replications in years and locations	$yl(r-1)$	—
Years × locations	$(y-1)(l-1)$	—
Genotypes	$g-1$	$\sigma_e^2 + r\sigma_{gly}^2 + ry\sigma_{gl}^2 + rl\sigma_{gy}^2 + rly\sigma_g^2$
Genotypes × years	$(g-1)(y-1)$	$\sigma_e^2 + r\sigma_{gly}^2 + rl\sigma_{gy}^2$
Genotypes × locations	$(g-1)(l-1)$	$\sigma_e^2 + r\sigma_{gly}^2 + ry\sigma_{gl}^2$
Genotypes × years × locations	$(g-1)(y-1)(l-1)$	$\sigma_e^2 + r\sigma_{gly}^2$
Error	$yl(g-1)(y-1)(l-1)$	σ_e^2

ويستدل من معنوية مختلف أنواع التفاعلات على مايلى:

• إن تفاعل التركيب الوراثى × الموقع يقيس مدى ثبات أداء التراكيب الوراثية فى المواقع المختلفة. أما ثبات أداء التراكيب الوراثية فى السنوات المختلفة فإنه يعرف من تفاعل التركيب الوراثى × السنة. ويقيس تفاعل التركيب الوراثى × الموقع × السنة مدى ثبات أداء التركيب الوراثى فى التوافقات المختلفة من المواقع والسنوات، فإذا ما أجريت

الدراسة فى موقعين على مدى سنتين فإنه يكون لدينا أربعة توافقات، هى: الموقع الأول فى السنة الأولى، والموقع الثانى فى السنة الأولى، والموقع الأول فى السنة الثانية، والموقع الثانى فى السنة الثانية. ويدل تفاعل التركيب الوراثى × الموقع × السنة المعنوى على أن الأداء النسبى بين التراكيب الوراثية لم يكن واحدًا فى مختلف توافقات المواقع والسنوات. وقد يرتقى أى نوع من التفاعل اختلاف فى ترتيب الأداء بين التراكيب الوراثية، أو قد يبقى ترتيبها ثابتًا مع تغير الفروقات بينها فى متوسطات الأداء.

- لا شك أن عدم معنوية التفاعلات تسهل كثيرًا من مهمة المربى، إلى درجة إجراء التقييم لموسم واحد فى موقع واحد إذا ثبت عدم وجود تفاعلات بين التراكيب الوراثية مع المواقع، ومع السنوات، ومع الموقع × السنوات.

- كذلك لا يشكل التفاعل بين التراكيب الوراثية والبيئات مشكلة للمربى إذا لم يؤثر التفاعل على الترتيب النسبى لمتوسطات التراكيب الوراثية فى مختلف البيئات، حيث يظل بالإمكان استمرار التعرف على التراكيب الوراثية المتميزة عند إجراء التقييم لموسم واحد فى موقع واحد.

- فى حالة معنوية تفاعل التركيب الوراثى مع الموقع، فإن الأمر يتطلب تطوير أصناف مختلفة لمختلف المواقع، وهو أمر مكلف للغاية، ولكن تجب دراسة الأسباب التى تجعل هذا التفاعل معنويًا، فإذا ما أرجعت الاختلافات إلى عوامل ثابتة من سنة لأخرى مثل طبيعة التربة، فإنه يكون من المناسب إجراء برامج تربية مستقلة. أما الاختلافات المؤقتة بين المواقع - كتلك التى تتأثر بالظروف البيئية غير العادية - فإنها لا تبرر إجراء تجارب تربية مستقلة.

- عندما يكون تفاعل التركيب الوراثى مع السنة معنويًا، فإن الأمر يتطلب التركيز على الأصناف الأقل تأثرًا بالتقلبات الجوية، والتى تكون أكثر ثباتًا من سنة لأخرى، مع إجراء التقييم لعدد أكبر من المواسم فى العام الواحد، ولعدد أكبر من السنوات إن أمكن.

- أما تفاعل التركيب الوراثى × الموقع × السنة المعنوى، فإنه يتطلب تركيز المربى على التراكيب الوراثية ذات متوسط الأداء المتميز فى مختلف المواقع والسنوات. وقد يمكن التوصية بزراعة أكثر من صنف فى الموسم الواحد للحد من أخطاء تأثير التقلبات البيئية على مختلف الأصناف (عن Fehr ١٩٨٧).

الفصل الثانى عشر

وراثة العشائر وتطبيقاتها فى مجال تربية النباتات

قانون هاردى/فينبرج

يستخدم قانون هاردى/فينبرج Hardy-Weinberg Law فى دراسة العشائر المندلية Mendelian populations، وهى العشائر التى تتكون من أفراد تتزاوج مع بعضها جنسيًّا. وقد بدأت دراسة العشائر من الوجهة الوراثية منذ عام ١٩٠٨، حينما قدم كل من هاردى فى إنجلترا، وفينبرج فى ألمانيا (فى عام ١٩٠٩) قواعد جديدة لدراسة تكرار الجينات gene frequencies فى العشائر المندلية. ويُقصدَ بالتكرار الجينى لجين ما فى العشيرة .. توضيح إن كان هذا الجين نادرًا فى العشيرة أو غير نادر بالنسبة لآليلاته الأخرى الموجودة فى نفس العشيرة

وقد أظهر هاردى وفينبرج أن العشائر المندلية تحتوى على أى نسب لكل من الآليلات السائدة والمتنحية لأى جين دونما أية علاقة بالنسب المندلية المعروفة، وأن التكرار النسبى لكل آليل يبقى ثابتًا من جيل إلى آخر.

افتراضات القانون

يفترض تطبيق قانون هاردى/فينبرج، ما يلى:

١ – ألاّ يحدث انتخاب طبيعى، أو انتخاب بواسطة الإنسان لصالح أى من التراكيب الوراثية فى العشيرة، أو ضدها.

٢ – أن يكون التزاوج بين أفراد العشيرة عشوائيًّا random mating ويقصد بذلك أن يكون لكل نبات نفس الفرصة لأن يُلقَّح بحبوب لقاح من أى نبات آخر.

٣ – أن تكون العشيرة كبيرة بالقدر الذى يسمح بحدوث كل التزاوجات المكنة بين أفرادها

٤ – ألا تحدث هجرة migration إلى العشيرة من عشائر مندلية أخرى.

٥ - أن يكون معدل حدوث الطفرات الشائعة واحدًا فى كلا الاتجاهين، أى بنفس المعدل من A إلى a مثلا، كما هو من a إلى A.

٦ - أن تتساوى جميع أفراد العشيرة فى حيويتها وخصوبتها

نص القانون

ينص قانون هاردى/فينبرج على أنه إذا كانت نسبة الآليلين A و a فى عشيرة مندلية هى p و q على التوالى (حيث p + q =١) فإن نسب التراكيب الوراثية المختلفة تكون كما يلى

$p^2 = AA$

$2pq = Aa$

$q^2 = aa$

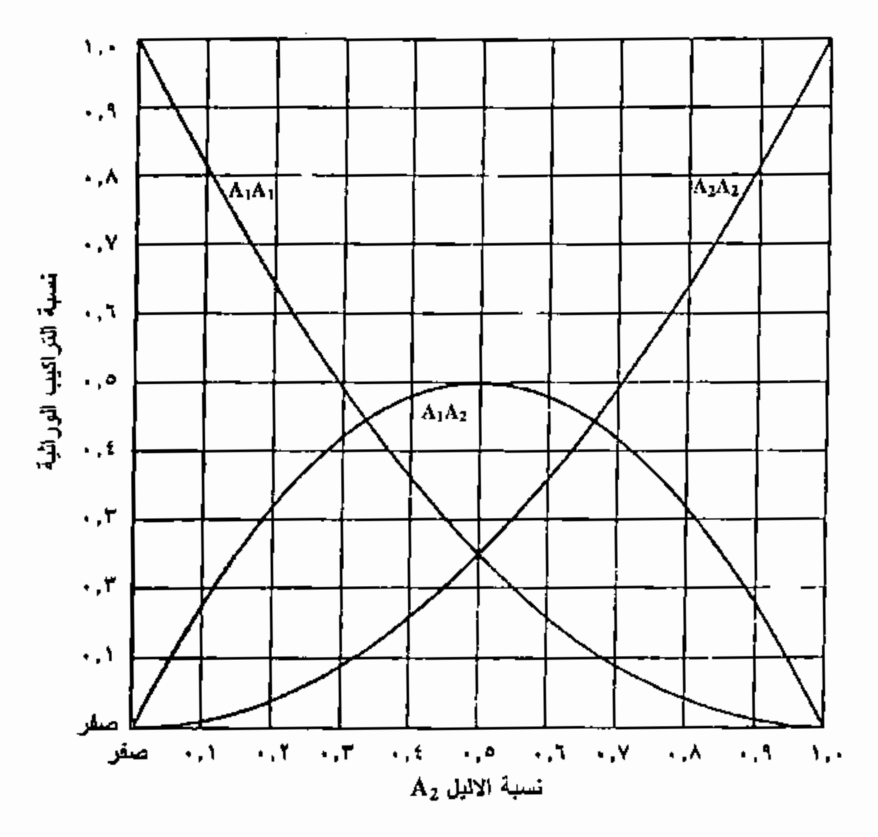
حيث $1 = q^2 + 2pq + p^2$

وتصل أية عسيرة إلى حالة التوازن الوراثى بعد جيل واحد من لتزاوج العشوائى، وتظل على حالة التوازن هذه (من حيث نسب التراكيب الوراثية الأصيلة السائدة، والخليطة، والأصيلة المتنحية لكل موقع جينى) ما دامت شروط القانون قد تحققت ويبين شكل (١٢ - ١) نسب التراكيب الوراثية المختلفة الأصيلة والخليطة، التى تصل إليها حالة التوازن فى العشيرة عند النسب المختلفة لآليلى الجين.

إثبات القانون

يمكن إثبات قانون هاردى/فينبرج على النحو التالى إذا افترضنا وجود زوج من الآليلات A_1 و A_2 فى أحد المواقع الجينية، ورمزنا لنسب الآليلات والتراكيب الوراثية الأصيلة والسائدة كما يلى

الجينات		التراكيب الوراثية		
A_1	A_2	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
p	q	P	H	Q



شكل (١٢-١) نسب التراكيب الوراثية المختلفة الأصيلة والخليطة التى تصل إليها حالة التوازن فى العشيرة عند النسب المختلفة لآليلى الجين يبين المحور الأفقى نسبة الآليل A_2، أما نسبة الآليل A_1 فتكون قيمتها $1-A_2$ عند كل قيمة لنسبة الآليل A_2 (Falconer ١٩٨١)

فإن ذلك يعنى وجود ٩ تزاوجات عشوائية ممكنة بين التراكيب الوراثية المختلفة يمكن أن تأخذ الرموز التالية ·

التراكيب الوراثية ونسبتها فى الأم		التراكيب الوراثية ونسبتها فى الأب		
		A_1A_1 P	A_1A_2 H	A_2A_2 Q
A_1A_1	P	P^2	PH	PQ
A_1A_2	H	PH	H^2	HQ
A_2A_2	Q	PQ	HQ	Q^2

ونظرا لأنه لا يهم مصدر الجاميطات أهى من الأب أم من الأم، لذا فإنه يمكن ضم أنواع ونسب الجاميطات معا، كما يظهر في العمود الأيمن من جدول (١٢-١) يلاحظ في الجدول أن التزاوج $A_1A_1 \times A_1A_1$ يحدث بنسبة p^2، وينتج منه تركيب وراثى واحد هو A_1A_1 تكون نسبه p^2 أيضا أما التزاوج $A_1A_2 \times A_1A_2$ الذى يحدث بنسبة H^2 فإنه ينتج التراكيب الوراثيه الثلاثة A_1A_1 بنسبة $¼ H^2$، و A_1A_2 بنسبة $½ H^2$، و A_2A_2 بنسبة $¼ H^2$ وبذا فإنه يمكن الحصول على التراكيب الوراثيه التى تنتج من كل تزاوج ونسبتها تظهر محصلة جميع التزاوجات أسفل الجدول، حيث يتبين أن نسبه التراكيب الوراثية المتحصل عليها من جميع التزاوجات هى p^2، و $2pq$، و q^2 للتركيب الوراثية A_1A_1، و A_1A_2، و A_2A_2 على التوالى، وهو ما يثبت وصول العشيره إلى حالة التوازن بعد جيل واحد من التلقيح العشوائى (Falconer ١٩٨١)

جدول (١٢-١) نسب التراكيب الوراثية المتحصل عليها بعد جيل واحد من التزاوج العشوائى لعشيرة يوجد فيها ثلاثة تراكيب وراثيه هى A_1A_1 بنسبة P، و A_1A_2 بنسبة H، و A_2A_2 بنسبة Q

نوع التزاوج	نسبته	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
التزاوج		التراكيب الوراثية التى تنتج من التزاوجات ونسبها		
$A_1A_1 \times A_1A_1$	P^2	P^2	---	—
$A_1A_1 \times A_1A_2$	2PH	PH	PH	—
$A_1A_1 \times A_2A_2$	2PQ	—	2PQ	
$A_1A_2 \times A_1A_2$	H^2	$¼ H^2$	$½ H^2$	$¼ H^2$
$A_1A_2 \times A_2A_2$	2HQ	-	HQ	HQ
$A_2A_2 \times A_2A_2$	Q^2	—	—	Q^2
	المجموع	$(P + ½ H)^2$	$2(P + ½ H) (Q + ½ H)$	$(Q + ½ H)^2$
		p^2	$2pq$	q^2

مثال على إثبات القانون

كمثال على ما تقدم بيانه نفترض أن المربى كون عشيرة بزراعة ٢٠ نباتا أصيلا متنحيًا (aa) مع ٤٠ نباتا خليطا (Aa)، و ٤٠ نباتا أصيلا سائدا (AA) فى إحدى

الصفات والمطلوب هو معرفة هل هذه العشيرة فى حالة توازن ؟ وإن لم تكن كذلك .. فمتى تصل إلى حالة التوازن ؟ وما حالة التوازن التى تصل إليها حينئذ ؟ وتتطلب الإجابة عن هذه الأسئلة أن نفترض حدوث تلقيح عشوائى بين هذه النباتات، لنعرف ما سيكون عليه وضع العشيرة فى الجيل التالى.

عندما تكوّن هذه العشيرة جاميطاتها المذكرة والمؤنثة .. فإنها تكون على النحو التالى: تنتج الآباء حبوب لقاح تحمل الآليل (A)، وتكون نسبتها p = ٠,٤ (من التركيب الوراثى AA) + ٠,٢ (من التركيب الوراثى Aa) = ٠,٦، كما تنتج حبوب لقاح أخرى تحمل الآليل (a) تكون نسبتها q = ٠,٢ (من التركيب الوراثى Aa) + ٠,٢ (من التركيب الوراثى Aa) = ٠,٤ وتنتج الأمهات – فى نفس الوقت – بويضات تحمل الآليل (A) بنسبة p = ٠,٦، وبويضات تحمل الآليل (a) بنسبة q = ٠,٤ أيضًا. ويؤدى التزاوج الاعتباطى بينها إلى أن تصبح نسب التراكيب الوراثية المختلفة فى الجيل الثانى كما يلى:

الآباء	الأمهات	
	$A = p = ٠,٦$	$a = q = ٠,٤$
$A = p = ٠,٦$	$AA = p^2 = ٠,٣٦$	$Aa = pq = ٠,٢٤$
$a = q = ٠,٤$	$Aa = pq = ٠,٢٤$	$aa = q^2 = ٠,١٦$

أى إن $AA = p^2 =$ ٠,٣٦، و $Aa = 2pq =$ ٠,٤٨، و $aa = q^2 =$ ٠,١٦ وتلك هى حالة التوازن التى تصبح عليها العشيرة، وهى التى تصل إليها بعد جيل واحد من التلقيح الخلطى العشوائى، تبعًا لقانون هاردى / فينبرج.

ولإثبات أن هذا الوضع الجديد هو – فعلاً – حالة التوازن التى تظل عليها العشيرة نفترض حدوث تلقيح خلطى مرة أخرى؛ لنعرف ما سيكون عليه وضع العشيرة بعد جيل آخر من التلقيح العشوائى. تنتج هذه العشيرة حبوب لقاح، تحمل الآليل (A) بنسبة q = ٠.٣٦ (من التركيب الوراثى AA) + ٠,٢٤ (من التركيب الوراثى Aa) = ٠,٦٠، كما تنتج حبوب لقاح أخرى تحمل الآليل (a) تكون نسبتها q = ٠.١٦ (من التركيب الوراثى aa) + ٠,٢٤ (من التركيب الوراثى Aa) = ٠.٤٠ وتنتج الأمهات – فى الوقت نفسه – بويضات تحمل الآليل (A) بنسبة p = ٠.٦، وبويضات تحمل الآليل

بنسبة q = ٠٫٤ أيضا وبلاحظ أن نسب الجاميطات المتكونة هي نفس النسب التي كانت عليها الجاميطات في الجيل السابق، لذا . فإن التزاوج الاعتباطي بينها لا يغير من نسب التراكيب الوراثية المختلفة في العشيرة أي إن العشيرة كانت قد وصلت بالفعل إلى حالة التوازن الوراثي بعد جيل واحد من التلقيح الخلطي العشوائي، وتظل على هذا الوضع مادامت شروط تطبيق القانون قد تحققت

ولمزيد من التفصيل فإنه يمكن اختبار ما إذا كانت العشيرة في حالة توازن أم لا بتحديد نسب الجينات (الجاميطات) التي تنتجها نسب معينة من التراكيب الوراثية التي تتكون منها العشيرة، واتحادها معًا عشوائيًّا لإنتاج التراكيب الوراثية الممكنة في الجيل التالي، وهي التي يمكن مقارنة نسبة كل منها بالعشيرة الأصلية (P) فإذا افترضنا وجود عشيرة من عدد N من الأفراد التي تتباين في موقع جيني ذي آليلين، هما A، و a، وتتكون من D من الأفراد السائدة الأصيلة، و H من الأفراد الخليطة، و R من الأفراد المتنحية الأصيلة، فإن نسبة الآليل A في العشيرة (أي p) تكون كما يلي

$$p = (D + ½ H) / N = (2D + H) / 2N$$

كذلك تكون نسبة الآليل a (أي q) كما يلي:

$$q = (R + ½ H) / N = (2R + H) / 2N$$

ويعني التزاوج العشوائي الاتحاد العشوائي بين جاميطات مذكرة واخرى مؤنثة ذوى آليلات A بنسبة p، و a بنسبة q، الأمر الذى يترتب عليه إنتاج عشيرة جديدة (P′) بعد جيل واحد من التلقيح الخلطي العشوائي، تكون كما يلي

$$P' = P^2(D') + 2pq(H') + q2(R')$$

حيث إن D′، و H′، و R′ تمثل نسب التراكيب الوراثية السائدة الأصيلة، والخليطة، والمتنحية الأصيلة – على التوالي – في العشيرة الجديدة P′

يدل تساوى D مع D′، و H مع H′، و R مع R′ على أن العشيرة الأصلية كانت في حالة توازن واستمرت تلك الحالة مع التزاوج العشوائي.

وحتى إذا لم تكن العشيرة الأصلية (P) في حالة توازن فإنها تصل إليه بعد جيل واحد من التلقيح الخلطي العشوائي بالنسبة لجين واحد.

وكمثال .. إذا تكونت عينة من ١٠٠٠ نبات من ٣٥٠ فردًا AA + ٥٠٠ فرد Aa + ١٥٠ فردًا aa (أى كانت D = ٣٥، و H = ٥٠، و R = ١٥)، فإن نسبة الجينات فى تلك العشيرة تكون كما يلى:

$$A, p = (35 + 25)/100 = 0.60$$

$$a, q = (25 + 15)/100 = 0.40$$

ويؤدى التزاوج العشوائى (جدول ١٢-٢) بين تلك الأفراد إلى تكوين عشيرة جديدة كما يلى:

AA	$D' = (0.6)^2$	$= 0.36$
Aa	$H' = 2 \times 0.6 \times 0.4$	$= 0.48$
aa	$R' = (0.4)^2$	$= 0.16$

علمًا بأن ٠,٣٦ + ٠,٤٨ + ٠,١٦ = ١ لأن التراكيب الوراثية يعبر عنها كنسب. ويعنى ذلك أن العشيرة الأصلية لم تكن فى حالة توازن، لأن نسب مختلف التراكيب الوراثية لم تبق دون تغيير بعد جيل من التلقيح الخلطى العشوائى. ويمكن اختبار حالة التوازن فى العشيرة الجديدة بالحكم على نتيجة التزاوج العشوائى بين أفرادها (جدول ١٢-٣). ولكن ما أن تصل العشيرة إلى حالة التوازن الوراثى فإن مكوناتها لا تتغير بمزيد من التزاوج العشوائى كما يتبين من جدول (١٢-٤، عن Chahal & Gosal ٢٠٠٢).

جدول (١٢-٢): المكونات الوراثية لعشيرة خلطية التلقيح فى ظل التزاوج العشوائى.

التركيب الوراثى	العشيرة الأصلية		العشيرة بعد جيل واحد من التلقيح الخلطى العشوائى		العشيرة بعد جيل ثان من التلقيح الخلطى العشوائى	
	الرمز	النسبة	الرمز	النسبة	الرمز	النسبة
AA	D	٠,٣٥	D′	٠,٣٦	D″	٠,٣٦
Aa	H	٠,٥٠	H′	٠,٤٨	H″	٠,٤٨
aa	R	٠,١٥	R′	٠,١٦	R″	٠,١٦
الحالة	عدم توازن		توازن		توازن	
p	٠,٦		٠,٦		٠,٦	
q	٠,٤		٠,٤		٠,٤	

جدول (١٢-٣). تأثير جيل واحد من التلقيح الخلطى العشوائى على عشيرة ليست فى حالة توازن (AA = ٠,٣٥، و Aa = ٠,٥٠، و aa = ٠,١٥).

العشيرة الأصلية		نسب التراكيب الوراثية فى النسل بعد جيل واحد من التلقيح الخلطى العشوائى		
نوع التزاوج	النسبة	AA	Aa	aa
AA x AA	(٠,٣٥ × ٠,٣٥) = ٠,١٢٢٥	٠,١٢٢٥	صفر	صفر
AA x Aa	٢(٠,٣٥ × ٠,٥٠) = ٠,٣٥٠٠	٠,١٧٥٠	٠,١٧٥٠	صفر
AA x aa	٢(٠,٣٥ × ٠,١٥) = ٠,١٠٥٠	صفر	٠,١٠٥٠	صفر
Aa x Aa	(٠,٥٠ × ٠,٥٠) = ٠,٢٥٠٠	٠,٠٦٢٥	٠,١٢٥٠	٠,٠٦٢٥
Aa x aa	٢(٠,٥٠ × ٠,١٥) = ٠,١٥٠٠	صفر	٠,٠٧٥٠	٠,٠٧٥٠
aa x aa	(٠,١٥ × ٠,١٥) = ٠,٠٢٢٥	صفر	صفر	٠,٠٢٢٥
المجموع	١,٠	٠,٣٦	٠,٤٨	٠,١٦

التراكيب الوراثية	P	P′
AA	٠,٣٥	٠,٣٦
Aa	٠,٥٠	٠,٤٨
aa	٠,١٥	٠,١٦

تطبيق القانون عند وجود أكثر من آليلين للجين

يطبق القانون - أيضًا – فى حالة وجود ثلاثة آليلات للجين فى العشيرة، وينص القانون – فى هذه الحالة – على أنه إذا كانت نسبة الآليلات A_1، و A_2، و A_3 فى عشيرة مندلية هى p، و q، و r على التوالى (حيث $p + q + r = 1$) فإن نسب التركيب الوراثية المختلفة تكون كما يلى

$$p^2 = A_1A_1$$

$$q^2 = A_2A_2$$

$$r^2 = A_3A_3$$

$$2pq = A_1A_2$$

$$2pr = A_1A_3$$

$$2qr = A_2A_3$$

حيث $p^2 + q^2 + r^2 + 2pq + 2pr + 2qr = 1$

جدول (٤-١٢): تأثير جيل واحد من التلقيح الخلطى العشوائى على عشيرة فى حالـــة تـــوازن (AA = ٠,٣٦، و Aa = ٠,٤٨، و aa = ٠,١٦).

العشيرة الأصلية		نسب التراكيب الوراثيـة فى النسل بعد جيل واحد من التلقيح الخلطى العشوائى		
نوع التزاوج	النسبة	AA	Aa	aa
AA x AA	(٠,٣٦ × ٠,٣٦) – ٠,١٢٩٦	٠,١٢٩٦	صفر	صفر
AA x Aa	٢(٠,٣٦ × ٠,٤٨) = ٠,٣٤٥٦	٠,١٧٢٨	٠,١٧٢٨	صفر
AA x aa	٢(٠,٣٦ × ٠,١٦) = ٠,١١٥٢	صفر	٠,١١٥٢	صفر
Aa x Aa	(٠,٤٨ × ٠,٤٨) = ٠,٢٣٠٤	٠,٠٥٧٦	٠,١١٥٢	٠,٠٥٧٦
Aa x aa	٢(٠,٤٨ × ٠,١٦) = ٠,١٥٣٦	صفر	٠,٠٧٦٨	٠,٠٧٦٨
aa x aa	(٠,١٦ × ٠,١٦) = ٠,٠٢٥٦	صفر	صفر	٠,٠٢٥٦
المجموع	١,٠	٠,٣٦	٠,٤٨	٠,١٦
التراكيب الوراثية		P		P′
AA		٠,٣٦		٠,٣٦
Aa		٠,٤٨		٠,٤٨
aa		٠,١٦		٠,١٦

وتصل أية عشيرة إلى حالة التوازن الوراثى بعد جيل واحـــد مـن الـتزاوج العشـوائى، وتظل على حالة التوازن هذه ما دامت شروط القانون قد تحققت.

وسواء وجدت ثلاثة آليلات أم أكثر من كل جين .. فإن اهتمام المربـــى يكـون منصبا على آليل واحد منـــها وينظـر إلى بقيـة الآليـلات مجتمعـة كـآليل ثـانٍ وبـذا يسـتمر استعمال القانون بنفس طريقة استعماله عند وجود آليلين فقط للجين.

هذا .. ويستفاد من قانون هاردى/فينـــبرج فـى مجـال تربيـة النبـات فـى عديـد مـن الأوجه التى تتعلق بدراسـة العشائر، والفعل الجينى، وتحسين الصفات الكمية.

تأثير الطفرات على توازن هاردى/فينبرج

تؤثر الطفرات على التوازن الـذى تصـل إليـه الآليـلات فـى العشـيرة بعـد تحسـينها

بالانتخاب، ولكن يتوقف مدى هذا التأثير على ما إذا كانت هذه الطفرات نادرة الحدوث، أم أنه يتكرر حدوثها باستمرار، فالطفرات النادرة الحدوث non-recurrent mutations لا يكون لها تأثير يذكر على نسبة الآليلات فى العشيرة، لأن فرصتها فى البقاء تكون ضئيلة للغاية، إلا إذا كانت قدرتها على البقاء أكبر من الصور الأخرى (الآليلات الأخرى) لنفس الجين فلو أن العشيرة كلها كانت ذات تركيب وراثى A_1A_1، وحدثت طفرة فى أحد الأفراد إلى A_2 فإن فرصة الفرد المطفر A_1A_2 فى التزاوج تكون ضئيلة جدًا، وإن لم يأخذ فرصته . فإن الطفرة تنقرض، وتعود العشيرة برمتها إلى التركيب الوراثى A_1A_1 كما كانت، لذا فإن هذه الطفرات لا تحدث أى تغير فى نسب الآليلات فى العشيرة، إلا إذا كان الانتخاب لصالحها

ويختلف الأمر مع الطفرات التى يتكرر حدوثها recurrent mutations، لأنها لا تفقد أبداً من العشيرة، بسبب تكرر حدوثها بانتظام. فإذا فرض وجود آليل A_1، وأنه يطفر بانتظام إلى الآليل A_2، بمعدل قدرة "u" فى كل جيل، وإذا كانت نسبة A_1 فى جيل ما هى p_o فإن نسبة الآليل A_2 فى الجيل التالى تكون up_o، وتصبح نسبة الآليل A1 كما يلى

$$A_1 = p_o - up_o$$

ويكون التغير فى نسبة الجين قدره: $(-up_o)$.

أما إذا حدثت الطفرة فى كلا الاتجاهين، وبفرض وجود آليلين فقط للجين هما A_1، و A_2، وأن نسبتيهما الأولية p_o، و q_o على التوالى، وأن A_1 يطفر إلى A_2، بمعدل قدره u فى كل جيل، بينما يطفر A_2 إلى A_1 بمعدل قدره v فى كل جيل . فإن نسبة الآليل A_2 تزيد فى كل جيل بمقدار up_o، بسبب الطفرة فى هذا الاتجاه، وتقل بمقدار vq_o بسبب الطفرة فى الاتجاه الآخر، وبذا .. يصبح التغير فى نسبة الآليلات (Δq) بعد جيل واحد كما يلى:

$$\Delta_q = up_o - vq_o$$

يستمر هذا التغير فى نسبة الآليلات إلى أن يصل الآليلان إلى حالة توازن بينهما، وهى التى يتساوى عندها up مع vq، ذلك لأن زيادة نسبة أحد الآليلين – تدريجيًا –

بسبب الطفرات .. تعنى تبقى نسبة أقل من الآليل الآخر الذى تحدث فيه الطفرة فى هذا الاتجاه، فى الوقت الذى تتوفر فيه نسبه أعلى من الآليل الذى تحدث فيه طفرة فى الاتجاه المضاد. ونجد عند التوازن أن Δq تساوى صفرًا.

هذا وتتراوح نسبة الطفرات فى الطبيعة – بوجه عام – من ١٠$^{-٨}$ إلى ١٠$^{-٤}$ فى الجيل الواحد. وتعد هذه النسبة ضئيلة جدًا وبرغم أنها قد تؤثر فى تطور الأنواع على المدى البعيد . إلا أنها لا تؤثر فى نسبة الآليلات بشكل ملحوظ يمكن قياسه.

وتدل الحالات المشاهدة على أن معدل حدوث الطفرات من الطرز البرية wild types إلى الطرز المطفرة mutant types يكون ١٠ أضعاف المعدل فى الاتجاه العكسى، وبذا .. فإن نسبة الآليلين عند وصولهما إلى حالة التوازن تكون ٠.١ للطرز البرية، و ٠.٩ لطرز الطفرات، أى إن الطفرات تكون هى الآليلات الشائعة فى العشائر الطبيعية. كما تجدر الإشارة إلى أن أى تغير فى معدل حدوث الطفرات – مثل زيادة جرعة التعرض للإشعاعات – لا يؤثر فى حالة التوازن مادام التغير واحدًا فى كلا اتجاهى الطفور

تأثير الهجرة إلى العشيرة فى توازن هاردى/فينبرج

تؤثر الهجرة migration إلى العشيرة على حالة التوازن الذى تصل إليه الآليلات فى العشيرة بعد تحسينها. ويتوقف مدى هذه التأثير على معدل الهجرة، وعلى الفرق بين نسبة الآليل فى الأفراد المهاجرة والأفراد الأصلية.

فقد فرض أن كانت نسبة الأفراد المهاجرة إلى عشيرة كبيرة فى الحجم هى m ونسبه الأفراد الأصلية (1-m)، وأن نسبة آليل ما هى q_m بين الأفراد المهاجرة، و q_o بين الأفراد الأصلية، فإن نسبة الآليل فى العشيرة المختلطة (q_1) تصبح كما يلى.

$$q_1 = mq_m + (1-m)\,q_o$$
$$= m\,(q_m - q_o) + q_o$$

ويصبح التغير فى نسبة الآليل (Δq) بعد جيل واحد من الهجرة كما يلى:

$$\Delta_q = q_1 - q_o$$
$$= m\,(q_m - q_o)$$

تطبيق القانون فى التقدير الكمى لتأثير الجين على الفرد والعشيرة

متوسط العشيرة والقيمة الوراثية

يعتبر متوسط العشيرة population mean من أهم القيم الإحصائية التى تستخدم فى الوصف الكمى للعشيرة، وهو يمثل متوسط التراكيب الوراثية التى تتكون منه العشيرة. ونوجز - فيما يلى - كيفية التوصل إلى المعادلة التى تستخدم فى حساب متوسط العشيرة (عن Falconer ١٩٨١، و Fehr ١٩٨٧)

نفترض أن صفة ما يتحكم فيها جين واحد، له آليلان، هما A_1، و A_2 ونفترض - أيضًا - أن القيمة الوراثية genotypic value للتركيب الوراثى الأصيل A_1A_1 هى (+a)، وللتركيب الوراثى الأصيل الآخر A_2A_2 هى (-a)، وللتركيب الوراثى الخليط A_1A_2 هى (d)، فإذا كان الآليل A_1 هو الذى يزيد من الصفة وكانت النقطة (0) تمثل القيمة الوسيطة بين التركيبين الوراثيين الأصيلين، كما هو مبين فى الشكل التالى

التركيب الوراثى	A_1A_1	A_1A_2		A_2A_2
القيمة الوراثية	+a	d	o	- a

فإن قيمة التركيب الوراثى الخليط (أى d) تعتمد على درجة السيادة، ففى غياب السيادة تمامًا تكون (d) مساوية للصفر، بينما تكون (d) موجبة إذا كان الآليل A_1 سائدا على A_2 وتكون سالبة إذا كان الآليل A_2 سائدًا على A_1

وعندما تكون السيادة تامة تكون (d) مساوية لـ (+a) أو لـ (-a)، بينما تكون قيمة d أكبر من (+a)، أو أقل من (-a) فى حالة السيادة الفائقة over dominance

ويعبر عن درجة السيادة بالقيمة d/a.

هذا إلا أن القيمة الوراثية للتراكيب الوراثية الموجودة فى العشيرة لا تتأثر بالتراكيب الوراثية فقط، وإنما بنسبها إلى بعضها البعض أيضًا، ويطلق على القيمة التى تنتج من ذلك اسم متوسط العشيرة، وهى التى تحسب كالآتى:

النسبة × القيمة	القيمة	النسبة	التركيب الوراثى
p^2a	$+a$	p^2	A_1A_1
$2pqd$	d	$2pq$	A_1A_2
$-q^2a$	$-a$	q^2	A_2A_2

المجموع: $M = a(p-q) + 2\,dpq$

وبذا . فإن متوسط أداء العشيرة فى جين واحد بآليلين يتحـدد بمعادلـة "المجمـوع" السابقة، أى إن.

$$M = a\,(p-q) + 2\,dpq$$

علمًا بأن:

M = متوسط العشيرة population mean.

a = قيمة التركيب الوراثى الأصيل (، و a- للتركيب الوراثى الأصيل الآخر).

p = نسبة أحد الآليلين.

q = نسبة الآليل الآخر.

d = قيمة التركيب الوراثى الخليط.

p^2، و q^2، و 2 pq. نسب مختلف التراكيب الوراثية.

وتحدد قيمة a لأى تركيـب وراثـى أصيـل بطـرح متوسـط أداء الـتركيبيين الوراثيين الأصيلين من أداء التركيب الوراثى الأصيل، فمثلاً:

$$+a \text{ for } A_1A_1 = A_1A_1 - [(A_1A_1 + A_2A_2)/2]$$

$$-a \text{ for } A_2A_2 = A_2\,A_2 - [(A_1A_1 + A_2A_2)/2]$$

أما قيمة d فهى متوسط درجة السيادة بين الآليلين، وتقدر بطرح متوسـط الـتركيبيين الأصيلين من قيمة التركيب الوراثى الخليط، أى إن:

$$d = A_1A_2 - [(A_1A_1 + A_2A_2)/2]$$

وكما أسلفنا بيانه .. فإن قيمة d تكون أكبر من الصفر، ولكـن أقـل مـن a فـى حالـة

السيادة الجزئية، وتتساوى مع a فى حالة السيادة التامة، بينما تزيد قيمة d عن قيمة a فى حالة السيادة الفائقة.

وتتراوح نسبة أى آليل فى العشيرة بين صفر، و ١، ولكن مجموع نسب الآليلات عند أى موقع جينى يساوى واحد صحيح.

وتحدث التغيرات فى متوسط العشيرة نتيجة لتغير نسب الآليلات فى الموقع الجينى الواحد بين أفراد العشيرة، لأن قيمتا a، و d فى العشيرة لا تتغيران بالنسبة لأى موقع جينى (ولكنهما قد يتباينان – بطبيعة الحال – بين المواقع الجينية)

وتتغير قيمة M فى الحالات المختلفة كما يلى:

١ – فى حالة غياب السيادة تكون (d) مساوية للصفر، وتصبح المعادلة كما يلى

$$M = a(1 - 2q)$$

٢ – فى حالة السيادة التامة تكون (d) مساوية لـ (a)، وتصبح المعادلة كما يلى

$$M = a(1 - 2q^2)$$

٣ – فى حالة تأثر الصفة بعديد من العوامل الوراثية – كما هى الحال فى الصفات الكمية – تصبح المعادلة كما يلى

$$M = \Sigma a(p - q) + 2\Sigma dpq$$

وتفترض تلك المعادلة عدم وجود تفاعل بين الجينات يمكن أن يؤثر على متوسط العشيرة

وعلى الرغم من عدم توفر وسيلة لتقدير قيمة a، و d، و p، و q لكل موقع جينى على حدة لصفة كمية، فإن فهم دورها فى تحديد قيمة متوسط العشيرة يساعد فى تقييم دور الانتخاب فى أداء العشيرة

متوسط تأثير الجين

لكى يتسنى فهم العوامل المؤثرة على متوسط العشيرة . فإنه تلزم دراسة متوسط تأثير كل جين على حدة average effect of single genes، وهو الذى يمثل بمتوسط انحراف

قيم الأفراد التى تحتوى على هذا الجين عن متوسط العشيرة. فلو أن هـذا الجـين يوجـد منه آليلان هما A_1، و A_2 بنسبة p، و q على التوالى .. فإنه يمكن تقديـر متوسـط تأثـير الآليل A_1 (أو α_1)، والآليل A_2 (أو α_2) كما يلى :

متوسط تأثير الجين	متوسط العشيرة	متوسط قيم التراكيب الوراثية المكونة	قيم ونسب التراكيب الوراثية المكونة A_2A_2	A_1A_2	A_1A_1	الجاميطات
			-a	d	a	
q [a+d (p-q)]	-[a (p-q) + 2dpq]	pa + qd		q	p	A_1
- p [a+d (q-p)]	-[a(p-q) + 2 dpq]	-qa + pd	q	p		A_2

وبفرض أن الجاميطات التى تحمل الآليل A_1 تتحد عشوائيًا مع الجاميطات الأخرى فى العشيرة .. فإن نسبة التراكيب الوراثية المنتجة تكون P من A_1A_1، و q مـن A_1A_2، وتكون القيمة الوراثيـة للـتركيب A_1A_1 هـى (+a)، وللـتركيب A_1A_2 هـى (d)، ويكـون المتوسط هو pa + qd، ويكون الفرق بين هذه القيمة ومتوسـط العشـيرة هـو متوسـط تأثـير الآليل A_1. وبحساب قيمة متوسط العشيرة من المعادلة الخاصة بها .. نجد أن

$$\alpha_1 = pa + qd - [a(p-q) + 2dpq]$$
$$= q[a + d(p-q)]$$
$$\alpha_2 = -p[a + d(p-q)]$$

ويكون متوسط تأثير الجين (أو α) كما يلى :

$$\alpha = a + d(p-q)$$

وتكون العلاقة بين α ، و α_1، و α_2 كما يلى:

$$\alpha = \alpha_1 - \alpha_2$$
$$\alpha_1 = q\alpha$$
$$\alpha_2 = -p\alpha$$

قيمة التربية

إن قيمة التربية breeding value لفرد ما هى الجزء مـن قيمتـه الوراثيـة genotypic value الذى يحدد متوسط أداء نسله. وتتحدد قيمة التربيـة للفـرد بجمـع متوسـط تأثـير جيناته المتحكمة فى الصفة، وهى تعرف كذلك بالتأثير الإضافى للجينات.

وتتحدد العلاقة بين متوسط تأثير إحلال الجين average effect of a gene substitution مع درجة السيادة عند الموقع الجينى بالمعادلة التالية:

$$\alpha = a + d(q - p)$$

حيث إن:

α = متوسط تأثير إحلال الجين

a = الفرق بين التركيب الوراثى الأصيل ومتوسط التركيبيين الوراثيين الأصيلين (+a أو -a)

d = الفرق بين التركيب الوراثى الخليط ومتوسط التركيبيين الوراثيين الأصيلين

p، و q = نسب الآليلين فى العشيرة.

وفى غياب التفاعل فإن مجموع متوسط تأثير جينات الفرد المتحكمة فى الصفة الكمية يساوى قيمة التربية التى يُتحصل عليها بتزاوج الفرد مع عشيرة ما، مع حساب انحراف أداء النسل عن متوسط العشيرة.

وتحسب قيمة التربية breeding value لكل تركيب وراثى، كما يلى:

التركيب الوراثى	قيمة التربية
A_1A_1	$2\alpha 1 = 2q\,\alpha$
A_1A_2	$\alpha_1 + \alpha_2 = (p - q)\,\alpha$
A_2A_2	$2\alpha_2 = -2p\alpha$

وتحسب قيمة التربية فى حالة وجود أكثر من آليلين على أساس أنها تمثل مجموع تأثير أى آليلين يوجدان فى التركيب الوراثى للفرد، وهى تمثل جزءًا من القيمة الوراثية للفرد، وهو الذى يحدد قيمة النسل أو سلوكه.

ويمكن توصيف العشيرة بمقدار التباين الوراثى الذى تحتويه وأنواعه ويعتمد التحسين الوراثى لأى صفة كمية على الانتخاب الفعال بين الأفراد التى تختلف فى قيمتها الوراثية genotypic value. وتمثل الاختلافات فى القيم الوراثية التباين الوراثى للعشيرة

ويمكن تحديد القيمة الوراثية إما على أساس الجين الواحد، وإما كدالة على جميع الجينات التى تتحكم فى الصفة الكمية فى الفرد الواحد.

ففى حالة القيمة الوراثية للموقع الجينى الواحد تكون:

$$G = A + D$$

حيث إن:

G = القيمة الوراثية genotypic value.

A = قيمة التربية breeding value (أو التأثير الإضافى للجين).

D = الانحراف الذى يرجع إلى السيادة dominance deviation.

ويقدر الانحراف الذى يرجع إلى السيادة من المعادلة السابقة، إذ إنه يمثل الفرق بين القيمة الوراثية وقيمة التربية.

وتكون القيمة الوراثية لجميع الجينات معًا، كما يلى:

$$G = A + D + I$$

حيث إن:

A = مجموع قيم التربية للجينات المختلفة.

D = مجموع الانحرافات العائدة إلى السيادة.

I = مجموع الانحرافات العائدة إلى التفاعل بين الجينات غيرالآليلية epistatic deviation.

ويقال عند غياب D، و I أن الجينات ذات تأثر إضافي، إذ يعنى الفعل الإضافى للجين additive gene action إما غياب السيادة بالنسبة للآليلات فى الموقع الجينى الواحد (الجينات الآليلية)، وإما غياب التفوق بالنسبة للجينات غير الآليلية.

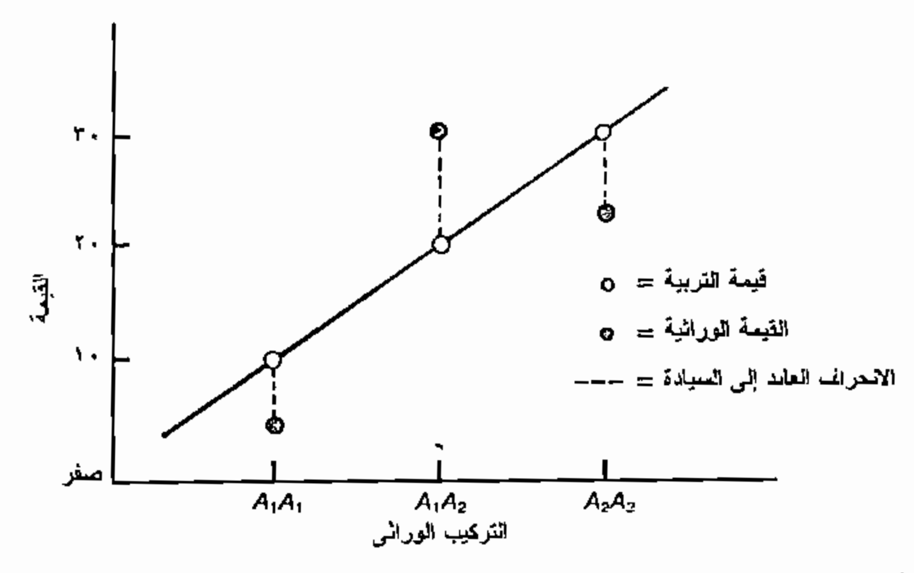
انحراف السيادة

إن الانحراف الذى يرجع إلى السيادة (اختصارًا: انحراف السيادة) dominance deviation عند موقع جينى ما هو الفرق بين القيمة الوراثية (G) وقيمة التربية (A) لهذا الفرد، كما يلى:

$$D = G - A$$

ويمثل انحراف السيادة تفاعل الآليلات عند الموقع الجينى الواحد intralocus interaction

ويوضح شكل (١٢-٢) العلاقة بين كل من قيمة التربية breeding value (أو التأثير الإضافى additive effect)، وانحراف السيادة dominance deviation (أو تأثير السيادة dominance effect)، والقيمة الوراثية genotypic value (عن Fehr ١٩٨٧)



شكل (١٢-٢) العلاقة بين القيمة الوراثية **genotypic value**، وقيمة التربية **breeding value**، والانحراف العائد إلى السيادة **dominance deviation**

ويمكن بيان العلاقة بين القيم التى سبقت دراستها كما يلى

	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
التركيب الوراثى	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
النسبة	p^2	$2pq$	q^2
القيمة الخاصة بالتركيب الوراثى	a	d	$-a$
الانحراف عن متوسط العشيرة			
القيمة الوراثية	$2q(a - pd)$	$a(q - p) + d(1 - 2pq)$	$-2p(a + qd)$
	$2q(\alpha - qd)$	$(q - p)\alpha + 2pqd$	$-2p(\alpha + pd)$
قيمة التربية	$2q\alpha$	$(p - q)\alpha$	$-2p\alpha$
الانحراف العائد إلى السيادة	$-2q^2d$	$2pqd$	$-2p^2d$

هذا . مع العلم بأن القيمة الوراثية قد عبر عنها بقيمة (a)، أو بقيمة (α)، وعبر عن الانحراف العائد إلى السيادة فى صورة (d)، علما بأن (d) = صفرًا فى غياب السيادة، حيث تتساوى القيمة الوراثية مع قيمة التربية

تفاعل التفوق

إن القيمة الوراثية لفرد ما فى صفة كمية يمكن أن تتأثر بالتفاعل بين الآليلات فى المواقع المختلفة، وهو ما يعرف باسم تفاعل التفوق epistatic interaction (أو interlocus interaction) وفى غياب التفوق فإن القيمة الوراثية لكل الجينات المتحكمة فى الصفة تساوى مجموع القيم الوراثية لمختلف الجينات. لكن فى وجود التفوق فإن الأمر يختلف بسبب التفاعل الذى يحدث بين آليلات مختلف المواقع الجينية

إن أنواع تفاعلات التفوق التى يمكن حدوثها فى صفة كمية يتحكم فيها زوجان من العوامل الوراثية هى: إضافى x aditive إضافى، وإضافى × سيادة dominance، وسيادة × سيادة وبالنسبة لثلاثة جينات فإن أنواع التفاعلات تزداد، وتتضمن إضافى × إضافى × إضافى، وإضافى × إضافى × سيادة . . إلخ. هذا مع العلم بأن كلمة additive تشير إلى قيمة التربية، وكلمة dominance تشير إلى انحراف السيادة. ويعنى ذلك – فى حالة صفة كمية يتحكم فيها زوجان من الجينات – أن التفاعل إضافى × إضافى – مثلاً هو التفاعل بين قيمة التربية عند الموقعين الجينيين، وأن التفاعل إضافى × سيادة هو التفاعل بين قيمة التربية فى أحد المواقع وانحراف السيادة فى الموقع الآخر، بينما التفاعل. سيادة × سيادة هو التفاعل بين انحراف السيادة فى الموقعين. وعند وجود ثلاثة (أو أكثر) من المواقع الجينية التى يوجد بينها تفوق، فإن التفاعلات يمكن أن تكون إضافى × إضافى × إضافى، أو إضافى × إضافى × سيادة ... إلخ

استخدام القانون فى تقدير مكونات التباين الوراثى

إن مكونات التباين الوراثى تتحدد بالعشيرة التى يُحصل منها على تقديرات تلك المكونات، فنجد أن القيم الوراثية، وقيم التربية، وانحرافات السيادة، وتفاعلات التفوق تتأثر جميعها بدرجة السيادة فى الموقع الواحد، ونسب الآليلات فى العشيرة

وبذا فإن التباين بين القيم الوراثية يعتمد – هو الآخر – على درجة السيادة ونسب الآليلات

وبالنسبة لموقع جيني واحد .. فإن مكونات التباين تتحدد كما يلي (عن Falconer ١٩٨١):

$$V_A = 2pq\,\alpha^2$$
$$= 2\,pq\,[a + d(q - p)]^2$$
$$V_D = (2pqd)^2$$
$$V_G = V_A + V_D$$
$$= 2pq\,[a + d(q - p)]^2 + (2pqd)^2$$

ومن الواضح أن تغير قيم أي من d أو p أو q يؤثر على القيم النسبية لكل من V_A، و V_D، و V_G

وتقدر قيمتا (V_A)، و (V_D) للصفات الكمية التي يتحكم فيها أكثر من جين من مجموع قيم الـ (V_A)، والـ (V_G) لكل جين على التوالي، ويهمل عادة – التباين التفاعل بين هذه الجينات؛ لأن حسابه معقد، بينما يكون قليل الأهمية

استخدام القانون في تنقية العشائر الخلطية التلقيح من الصفات المتنحية غير المرغوب فيها

يستخدم قانون هاردي/فينبرج في تقدير مدى التقدم الذي يمكن إحرازه في تنقية عشيرة ما خلطيه التلقيح من صفة متنحية غير مرغوب فيها، علمًا بأن الجينات التي تتحكم في مثل هذه الصفات تظل دائما مختفية في الحالة الخليطة ويؤدي التخلص من النباتات المتنحية الأصلية التي تظهر بها الصفة قبل الإزهار إلى إحراز تقدم كبير في خفض نسبة الآليل المنحي غير المرغوب فيه (أي خفض q) في الأجيال الأولى من الانتخاب، عندما تكون قيمة q أصلا كبيرة، ثم يقل مدى التقدم الذي يمكن إحرازه في كل جيل من الانتخاب كلما انخفضت قيمة q كما يتبين من جدول (١٢ ٥) أما إذا أجري الانتخاب (استبعاد النباتات غير المرغوب فيها) بعد الإزهار فإن الانخفاض في قيمة q يقل معدله بعد كل جيل من الانتخاب إلى نصف ما تكون عليه الحال عند

الحال عند إجراء الانتخاب قبل الإزهار، لأن حبوب اللقاح التى تخصب بويضات النباتات المنتخبة تكون من كل من النباتات المرغوب فيها وغير المرغوب فيها على حد سواء.

جدول (١٢–٥): تأثير استبعاد جمع الأفراد الحاملة لصفة متنحية غير مرغوب فيها (q^2) على نسبة الآليل المتنحى (q) فى عشيرة مندلية خلطية التلقيح (عن Burns ١٩٨٣).

عدد الأجيال الانتخابية ضد الصفة	نسبة الآليل المتنحى (q)
صفر (جيل عشيرة الأساس)	٠,٥٠٠
١	٠,٣٣٣
٢	٠,٢٥٠
٣	٠,٢٠٠
٤	٠,١٦٧
٥	٠,١٤٣
٦	٠,١٢٥
٧	٠,١١١
٨	٠,١٠٠
٩	٠,٠٩١
١٠	٠,٠٨٣
٥٠	٠,٠١٩
١٠٠	٠,٠١٠
١٠٠٠	٠,٠٠١

وكمثال على ما تقدم بيانه .. نفترض أن عشيرة فى حالة توازن كانت فيها نسبة النباتات المتنحية الأصيلة $aa = q^2$ = ٠,٣٦. يعنى ذلك أن نسبة الآليل المتنحى (a) = q = $\sqrt{٠,٣٦}$ = ٠,٦، وأن نسبة الآليل السائد (A) = p = ١ -q = ١–٠,٦ = ٠,٤؛ وبهذا .. تكون نسبة التركيب الوراثى السائد الأصيل $AA = p^2$ = ٠,٤ × ٠,٤ = ٠,١٦، ونسبة التركيب الوراثى السائد الخليط $Aa = 2pq$ = ٢ × ٠,٤ × ٠,٦ = ٠,٤٨.

تتوقف سرعة التخلص من الصفات المتنحية غير المرغوب فيها على ما إذا كان بالإمكان إجراء الانتخاب قبل الإزهار، أم بعده، كما يأتى بيانه.

أولاً: إذا كان الانتخاب ضد الصفة غير المرغوب فيها قبل الإزهار

إذا أمكن التخلص من جميع النباتات التى تحمل التركيب الوراثى المتنحى aa قبل الإزهار فإن النباتات المتبقية تكون آباء وأمهات للجيل التالى، وتنتج جاميطاتها على النحو التالى: تتكون حبوب لقاح تحمل الآليل السائد (A) تكون نسبتها p = [١٦ ٠ (من التركيب الوراثى AA) + ٢٤ ٠ (من التركيب الوراثى Aa) ÷ ٦٤ ٠ (مجموع نسب التراكيب الوراثية التى تشارك فى إنتاج الجاميطات للجيل التالى)] = ٦٢٥ ٠. كما تتكون أيضا حبوب لقاح تحمل الآليل المتنحى (a) تكون نسبتها = q = ٢٤ ٠ (من التركيب الوراثى Aa) ÷ ٦٤ ٠ (مجموع نسب التراكيب الوراثية التى تشارك فى إنتاج الجاميطات للجيل التالى) = ٣٧٥ ٠. وتتكون فى الوقت نفسه بويضات بالطريقة نفسها، تكون نسبتها p = ٦٢٥ ٠ للبويضات الحاملة للآليل السائد (A)، و q = ٣٧٥ ٠ للبويضات الحاملة للآليل المتنحى (a). ويلاحظ أن مجموع p + q = ٦٢٥ ٠ + ٣٧٥ ٠ = ١٠ ٠، وهو ما يؤكد دقة الحسابات.

يؤدى التزاوج الاعتباطى بين هذه الجاميطات، إلى أن تصبح نسب التراكيب الوراثية المتكونة فى الجيل التالى كما يلى:

الآباء	الأمهات	
	٠,٦٢٥ = p = A	٠,٣٧٥ = q = a
٠,٦٢٥ = p = A	٠,٣٩١ = p^2 = AA	٠,٢٣٤ = pq = Aa
٠,٣٧٥ = q = a	٠,٢٣٤ = pq = Aa	٠,١٤١ = q^2 = aa

أى إن AA = p^2 = ٣٩١ ٠٠، و Aa = 2pq = ٤٦٨ ٠٠، و aa = q ١٤١ ٠ (يلاحظ أن مجموع التراكيب الوراثية = ١٠ ٠. وهو ما يؤكد دقة الحسابات). يتضح مما تقدم أن استبعاد جميع النباتات الحاملة للصفة المتنحية بحالة أصيلة - قبل الإزهار - أدى إلى تخفيض نسبة الآليل (a) فى العشيرة من ٦ ٠ إلى ٣٧٥ ٠ [=١٤١ ٠ + (٤٦٨ ٠ ÷ ٢)]. ونسبة النباتات المتنحية الأصيلة من ٠,٣٦ إلى ١٤١ ٠ بعد جيل واحد من الانتخاب.

ثانيًا: إذا كان الانتخاب ضد الصفة غير المرغوب فيها بعد الإزهار

إذا لم يمكن التخلص من النباتات التى تحمل التركيب الوراثى المتنحى aa إلا بعد الإزهار فإن ذلك يعنى أن هذه النباتات سوف تشارك بحبوب اللقاح فى مجمع الجينات ولكنها لا تشارك بالبويضات، وبذا .. فإن نسب الجاميطات الحاملة للآليلين (A)، و (a) سوف تختلف بين حبوب اللقاح والبويضات على النحو التالى.

تتكون حبوب لقاح تحمل الآليل (A)، تكون نسبتها p = ٠,١٦ (من التركيب الوراثى AA) + ٢٤ ٠ (من التركيب الوراثى Aa) = ٤ ٠، كما تتكون حبوب لقاح تحمل الآليل المتنحى (a) تكون نسبتها q = ٠,٣٦ (من التركيب الوراثى aa) + ٢٤ ٠ (من التركيب الوراثى Aa) = ٦ ٠ يلاحظ أن مجموع p + q = ٠,٤ + ٠,٦ = ١,٠.

تتكون - أيضا - بويضات تحمل الآليل (A)، تكون نسبتها p = [١٦ ٠ (من التركيب الوراثى AA) + ٢٤ ٠ (من التركيب الوراثى Aa) ÷ ٠,٦٤ (مجموع نسب التراكيب الوراثية التى تشارك فى إنتاج الجاميطات المؤنثة)] = ٦٢٥ ٠، كما تتكون - أيضا -- بويضات تحمل الآليل المتنحى (a) تكون نسبتها q = ٠,٢٤ (من التركيب الوراثى Aa) ÷ ٠,٦٤ (مجموع نسب التراكيب الوراثية التى تشارك فى إنتاج الجاميطات المؤنثة للجيل التالى) = ٣٧٥ ٠ يلاحظ أن مجموع p + q = ٠.٦٢٥ + ٣٧٥ ٠ = ١ ٠، وهو ما يؤكد دقة الحسابات.

يؤدى التزاوج الاعتباطى بين الجاميطات المذكرة والمؤنثة المتكونة، إلى أن تصبح نسب التراكيب الوراثية المتكونة فى الجيل التالى على النحو التالى:

الآباء	الأمهات	
	٠,٦٢٥ = p = A	٠,٣٧٥ = q = a
٠,٤ = p = A	٠,٢٥٠ = p^2 = AA	٠,١٥٠ = pq = Aa
٠,٦ = q = a	٠,٣٧٥ = pq = Aa	٠,٢٢٥ = q^2 = aa

أى إن AA = p^2 = ٢٥٠ ٠,٠ و Aa = (2pq) = ٠,٥٢٥ ٠,٠ و aa = q^2 = ٠,٢٢٥

(يلاحظ أن مجموع نسب التراكيب الوراثية = ١,٠، وهو ما يؤكد دقة الحسابات)

يتبين مما تقدم أن استبعاد جميع النباتات الحاملة للصفة الأصيلة بعد الإزهار أدى

إلى خفض نسبه الآليل (a) فـي العشـيرة مـن ٠,٦ إلى ٤٨٧٥٠ ٠ [=٢٢٥ ٠ + (٥٢٥ ٠ ÷ ٢)]، ونسـبة النباتـات المتنحيـة الأصيلـة مـن ٣٦ ٠ إلى ٢٢٥ ٠ بعـد جيـل واحـد مـن الانتخاب

ويتضح - لدى مقارنة الانتخاب قبل الإزهار بالانتخاب بعده - أن مقدار الانخفـاض فـي نسبه الأليـل غـير المرغـوب فيـه كـان ٠ ٦ - ٣٧٥ ٠ = ٢٢٥ ٠ عندمـا أجـرى الانتخاب قبل الإزهار، بينما كان ٠ ٦ - ٤٨٧٥ ٠ = ١١٢٥ ٠ عندما أجـرى الانتخـاب بعد الإزهار أى إن فاعلية الانتخاب قبل الإزهار كانت ضـعف فاعليـة الانتخـاب بعـد الإزهار

تطبيقات القانون فى الانتخاب فى النباتات الخلطية التلقيح

يؤثر الانتخاب لصفة ما على تـوازن هـاردى/فينـبرج فـى عشـائر النباتـات الخلطيـة التلقيح، وذلك على النحو التالى

أولاً: حالة السيادة التامة مع الانتخاب ضد الأفراد المتنحية الأصيلة

سبقت مناقشة هذا الموضوع تحت العنوان السابق، ونوضـح الآن كيفيـة تأثـير عمليـه الانتخاب على توازن هاردى/فينبرج، مقارنة بحالات الانتخاب الأخرى

اذا كانت النسـب الأولية للأليلين A_1، و A_2 (وهما أليلان للجين A) فى العشيره هى p، و q على التوالى، وكانت A_1 سائدة على A_2، وكان معامل الانتخاب coefficient of selection ضد الأفراد المتنحية الأصيلة A_2A_2 هو s، فإنه يمكن الحصـول علـى مسـاهمة كل تركيب وراثى - بعد إجراء عملية الانتخاب - فى إنتاج الجاميطات اللازمة لتكوين الجيل التالى بضرب النسبة الأولية لكل تركيب وراثى فى قيمة التوافق fitness الخاصـة به بعد الانتخاب، كما يلى.

	التركيب الوراثى			
	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2	المجموع
النسبه الأولية	p^2	2pq	q^2	1
قيمة التوافق fitness	1	1	1-s	
المساهمة النسبية فى إنتاج الجاميطات	p^2	2pq	$q^2 (1 - s)$	$1 - sq^2$

يلاحظ أن مجموع مساهمات التراكيب الوراثية فى إنتاج الجاميطات اللازمة لتكوين الجيل التالى لا يساوى الواحد الصحيح، بسبب حدوث فقدان قدره sq^2، نتيجة لإجراء عملية الانتخاب التى استبعدت فيها الأفراد المتنحية الأصيلة، وعليه فإنه يحصل على نسبة الآليل A_2 فى الجيل التالى (بعد إجراء عملية الانتخاب ضد الأفراد ذات التركيب الوراثى A_2A_2 بقسمة حاصل جمع مساهمة التركيب الوراثى A_2A_2 ونصف مساهمة التركيب الوراثى A_1A_2 على المجموع الجديد لمساهمات مختلف التراكيب الوراثية فى إنتاج الجاميطات (وهو $1-sq^2$) كما يلى

$$q_1 = q^2 (1 - s) + pq / 1-sq^2$$

ويحسب التغير فى نسبة الآليل q(أو Δ q) بعد جيل واحد من الانتخاب كما يلى

$$\begin{aligned}\Delta q &= q_1 - q \\ &= [q^2 (1 - s) + pq / 1-sq^2] - q \\ &= -sq^2 (1 - q) / 1 - sq^2\end{aligned}$$

ويعنى ذلك أن تأثير الانتخاب على نسب الجينات لا يعتمد على شدة الانتخاب (s) فقط، وإنما يعتمد – كذلك – على النسبة الأولية للجينات

ثانياً: حالة السيادة التامة مع الانتخاب ضد الأفراد السائدة

يعنى إجراء الانتخاب ضد الأفراد السائده أن قيمة التوافق تصبح 1-s لكل من التركيبين الوراثيين A_1A_1، و A_2A_2 وعندما يكون الانتخاب تامًا – أى عندما تكون قيمة (s) واحدًا صحيحًا – فإن التغير فى نسبة الآليل q (أو Δq) بعد جيل واحد من الانتخاب يصبح كما يلى:

$$\Delta q = 1 - q$$

أى إنه لو سمح للأفراد ذات التركيب الوراثى المتنحى الأصيل فقط بالتكاثر فإن نسبة الآليل المتنحى تصبح واحدا صحيحًا بعد جيل واحد من الانتخاب

ثالثاً: حالة السيادة غير التامة

عندما يكون الفرد الخليط A_1A_2 وسطًا بين الأفراد الأصيله فإن قيمة التوافق تصبح

$1-\frac{1}{2}s$ للأفــراد ذوى الـتركيب الوراثـى A_1A_2، و $1-s$ للأفـراد التـى يجـرى الانتخـاب صدها، بينما تبقى قيمة التوافق واحدا صحيحا بالنســبة للأفـراد التـى تحمـل الـتركيب الوراثى المرغوب

رابعاً: حالة الانتخاب لصالح الأفراد الخليطة

تنتخب الأفراد الخليطة A_1A_2 فى حالات السيادة الفائقة Overdominance وبينمـا تكون قيمة التوافق واحدا صحيحا بالنسبة للأفراد الخليطة فإنها تصبح $(1-s_1)$، و $(1-s_2)$ للتركيبين الأصليين A_1A_1، و A_2A_2 على التوالى

ويبيـن جـدول (١٢-٦) التغيـر فـى نسـبة الآليـل q (أو Δq) بعـد جيـل واحـد مـن الانتخاب فى حالات السيادة المختلفة التى سبق بيانها (عن Falconer ١٩٨١)

جدول (١٢-٦) التغير فى نسبة الآليل q (أو Δq) بعد جيل واحد من الانتخاب فى حالات السيادة المختلفة

حالة السيادة	الآليلات أو التراكيب الوراثية المستبعدة	التراكيب الوراثية ونسبتها الأولية A_1A_1 p^2	A_1A_2 $2pq$	A_2A_2 q^2	التغير فى نسبة الآليل A_2 (أو Δq)
		قيمة التوافق			
لا توجد سياده	A_2	1	$1-\frac{1}{2}s$	$1-s$	$-\frac{\frac{1}{2}sq(1-q)}{1-sq}$
السيادة تامة	A_2A_2	1	1	$1-s$	$-\frac{sq^2(1-q)}{1-sq^2}$
السيادة تامة	A_1	$1-s$	$1-s$	1	$+\frac{sq^2(1-q)}{1-s(1-q^2)}$
يوجد تفوق	A_1A_1، و A_2A_2	$1-s_1$	1	$1-s_2$	$+\frac{pq(s_1p-s_2q)}{1-s_1p^2 s_2q^2}$

(أ) يمكن إهمال المقام إذا كانت قيمة (s) صغيرة، ويعتبر البسط – حينئذ – ممثلاً لـ Δq.

تأثير النسب الأولية للآليلات فى كفاءة عملية الانتخاب

يوضح شكل (١٢–٣) مدى التغير فى نسبة الآليل مع الانتخاب (أو Δq)، عند اختلاف نسبته الأولية، مع معامل انتخاب (s) قيمته ٠٫٢، وهى القيمة الشائعة – غالبا – بالنسبة للصفات الكمية بمثل المنحنيان العلويان العلاقة فى حالة غياب السيادة، بينما يمثلها المنحنيان السفليان فى حالة السيادة التامة وبينما تعنى علامة (+) أن الانتخاب لصالح الآليل ذى النسبة الأولية q . فإن علامة (–) تعنى أن الانتخاب ضد هذا الآليل.

يتضح من الشكل ما يلى

١ – يكون الانتخاب أكثر فاعلية عندما تكون نسبة الآليلات وسطية، وتقل كفاءته – تدريجيًا - بزيادة قيمة q أو نقصها

٢ - يكون الانتخاب قليل الفاعلية ضد الآليلات المتنحية، عندما تكون نسبها منخفضه فى العشيرة

ويمكن التعبير عن التغير فى نسبة الآليلات مع الانتخاب؛ ببيان العلاقة بين نسبة الآليلات وأجيال الانتخاب كما فى شكل (١٢- ٤)، وهو الذى يمكن إعداده من شكل (١٢–٣)، الذى بنى على أساس أن معامل الانتخاب s قيمته ٠٫٢ ويمثل الشكلان العلويان التغير فى نسبة الآليل (q) مع الانتخاب، بينما يمثل الشكلان السفليان التغير فى نسبة التركيب الوراثى الأصيل (q^2) مع الانتخاب وبينما تعنى العلامة (+) أن الانتخاب لصالح الآليل ذى النسبة الأولية (q) فإن علامة (–) تعنى أن الانتخاب ضد هذا الآيل؛ لذا . فإن قيمة q أو (q^2) تزداد فى الحالة الأولى وتقل فى الحالة الثانية

يتضح من الشكل أن التغير فى نسبة الآليلات، أو فى نسبة التراكيب الوراثية يكون بطيئًا للغاية فى بداية عملية الانتخاب عندما تكون هذه النسب منخفضة جدًا أو مرتفعة جدًا ابتداء، ولكن معدل التغير يزداد فى الحالات الوسطية لهذه النسب، ثم ينخفض مرة أخرى بالقرب من نهاية عملية الانتخاب.

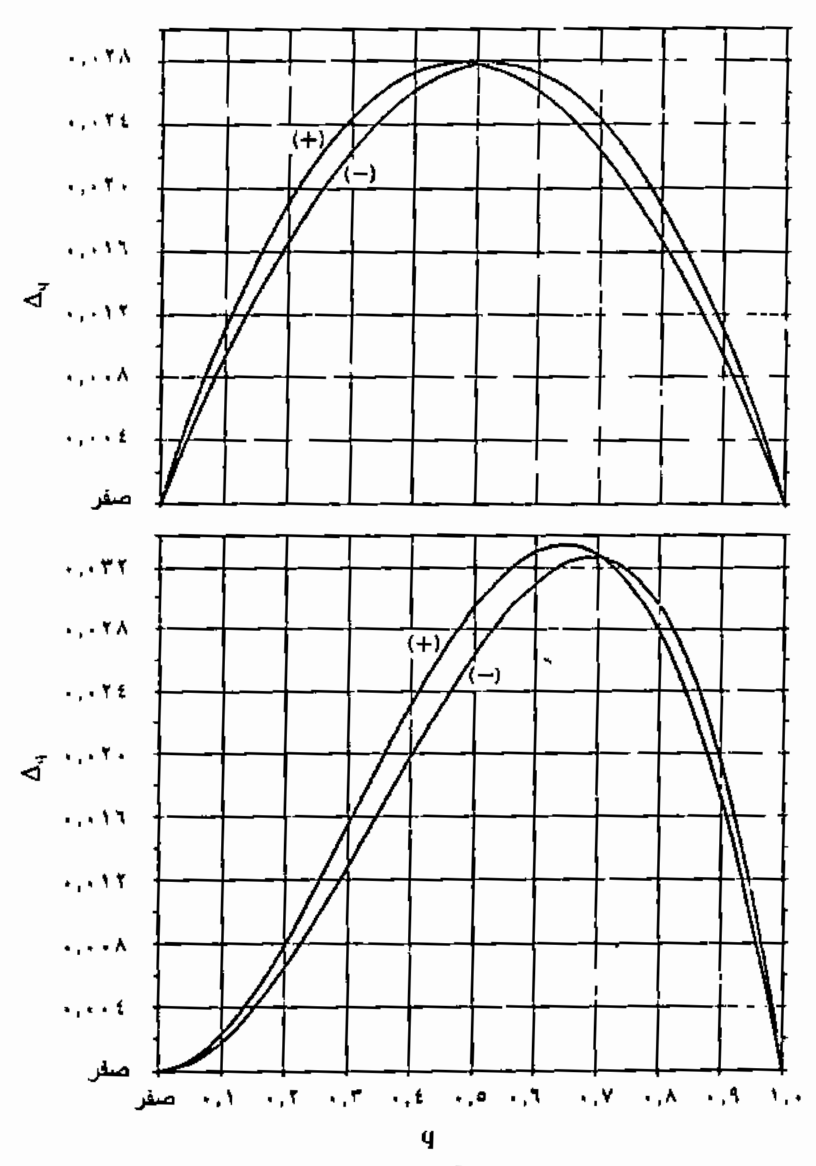
وكما سبق بيانه فى جدول (١٢–٢) فإنه يمكن الاستغناء عن المقام فى معادلات حساب قيمة Δq حينما تكون قيمة s أو q صغيرة جدًا نظرًا لأنه يكون قريبًا جدًا من الواحد الصحيح، وتحسب قيمة Δq حينئذ بالمعادلات التالية

١ - في حالة غياب السيادة تصبح المعادلة

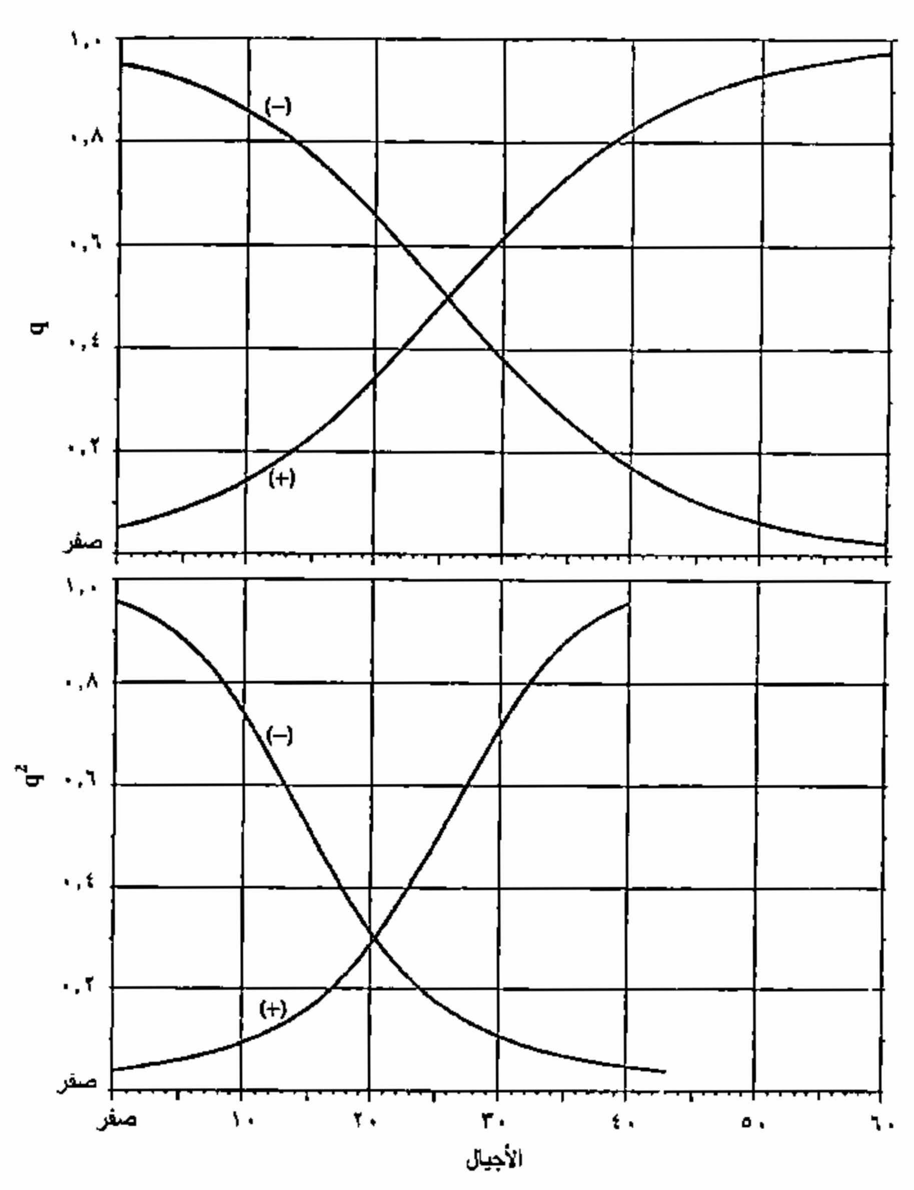
$$\Delta q = +\frac{1}{2}\, q(1 - q)$$

٢ - في حالة السيادة التامة تصبح المعادلة

$$\Delta q = + sq\,(1 - q)$$



شكل (١٢-٣) العلاقة بين النسبة الأولية للأليل (q)، والتغير في نسبته (Δq) عند الانتخاب، مع معامل انتخاب (s) تبلغ قيمته ٠,٢، يراجع المتن للتفاصيل



شكل (١٢–٤): التغير فى نسبة الآليل (q) وفى نسبة التركيب الوراثى المتنحى الأصيل (q^2) مع الانتخاب، مع معامل انتخاب (s) تبلغ قيمته ٠,٢ يراجع المتن للتفاصيل (عن Falconer ١٩٨١).

ويظهر تأثير التغير فى نسب الجينات على حجم العشيرة الأصلية، وفرص تمثيل

كل الآليلات المرغوب فيها في جدولي (١٢ ٧)، و (١٢ ٨) إلى نسب الأفراد التي تحتوى على واحد على الأقل من الآليلات المرغوب فيها [بالمعادلة $(p^2 + 2pq)$ من جدول (٢ ١)] تظهر أنه مع زيادة نسب الآليلات المرغوب فيها (p) تزداد التراكيب الوراثية التي تحتوى على تلك الآليلات. وعند معدل متوسط لنسبة تجلس (p = ٠.٥) فإن ٧ ٢٣ فقط من الأفراد يكون بها آليل واحد – على الأقل – مرغوبا فيه عند كل من المواقع الجينية الخمسة، ولكن مع زيادة p إلى ٠.٨ فإن نسبة تلك الأفراد تزداد إلى ٨١.٥.

يتبين مما تقدم أنه مع تناقص حجم العشيرة فإن الزيادة في نسبة الآليلات المرغوب فيها توفر أعدادا أكبر من النباتات التي تحتوى على الجينات المرغوب فيها في كل المواقع. وفي المقابل فإنه مع الزيادة في نسبة الجينات قد تكفي عشيرة أصغر حجما لإنتاج أفراد تحمل آليلات مرغوب فيها عند كل المواقع الجينية (Chahal & Gosal ٢٠٠٢).

جدول (١٢ ٧): عدد النباتات التي يتوقع أن تحمل آليلا واحدا مرغوبًا فيه من كل ١٠٠٠ نبات

P	لكل ١٠٠٠ نبات في n من المواقع الجينية			
	٥	١٠	٢٠	٤٠
٠.٢	٦	—	--	
٠.٥	٢٣٧	٥٦	٣	--
٠.٦	٤١٨	١٧٥	٣٠	١
٠,٧	٦٢٤	٣٨٩	١٥٢	٢٣
٠.٨	٨١٥	٦٦٥	٤٤٢	١٩٥
٠.٩	٩٥١	٩٠٤	٨١٧	٦٦٧
٠.٩٥	٩٨١	٩٧٥	٩٥١	٩٠٤

عدد أجيال الانتخاب اللازمة لإحداث التغيير المطلوب

يُطرح هذا السؤال غالبا - في برامج التربية - عن عدد الأجيال اللازمة من الانتخاب لإحداث التغيير المطلوب في نسبة الآليل غير المرغوب فيه في العشيرة؟

جدول (١٢-٨): عدد النباتات التى يتوقع أن تكون أصيلة فى الجين المرغوب فيه من كل ١٠٠٠ نبات.

P	لكل ١٠٠٠ نبات فى n من المواقع الجينية			
	٥	١٠	٢٠	٤٠
٠,٤٥	—	—	—	—
٠,٥٠	١	—	—	—
٠,٥٥	٣	—	—	—
٠,٦٠	٦	—	—	—
٠,٦٥	١٣	—	—	—
٠,٧٠	٢٨	١	—	—
٠,٧٥	٥٦	٣	—	—
٠,٨٠	١٠٧	١٢	—	—
٠,٩٠	٣٤٩	١٢٢	١٥	—

تتوقف الإجابة على هذا السؤال على أربعة أمور، هى.

حالة السيادة

يتم اختيار المعادلة المناسبة لكل حالة من حالات السيادة - كما سبق بيانه - ففى حالة استبعاد النباتات المتنحية الأصيلة .. تكون المعادلة المناسبة كما يلى.

$$q_1 = q^2 (1 - s) + pq / 1 - sq^2$$

وهى المعادلة التى تحدد نسبة الآليل المتنحى بعد جيل واحد من الانتخاب ضده

شدة الانتخاب

يتوقف عدد الأجيال اللازمة لإحداث التغيير المطلوب على شدة الانتخاب، وهى التى تتوقف على درجة توريث الصفة، فلو فرض أن استبعدت جميع النباتات المتنحية الأصيلة (أى كانت s = ١) - كما هى الحال فى حالات الانتخاب الطبيعى ضد الطفرات المتنحية المميتة، وكما يحدث فى برامج التربية عند الانتخاب ضد الصفات المتنحية غير المرغوبة - فإن المعادلة السابقة تصبح كما يلى:

$$q_1 = q / 1 + q$$

وباستعمال الرموز q_0، و q_1، و q_2، و q_t لنسبة الآليل المتنحى بعد صفر، و ١، و ٢، و t جيل من الانتخاب ضده فإنه يمكن التوصل إلى المعادلات التالية

$$q_1 = q_0 / 1 + q_0$$

$$q_2 = q_1 / 1 + q_1 = q_0 / 1 + q_0$$

$$q_t = q_0 / 1 + tq_0$$

ويصبح بالتالى – عدد الأجيال (t) اللازمة لتغيير نسبة الآليل من q_0 إلى q_t كما يلى (عن Falconer ١٩٨١)

$$t = q_0 - q_t / q_0 q_t$$

$$= (1 / q_t) - (1 / q_0)$$

النسبة الأصيلة للآليل (أو q_0)

يكون التغير فى نسب الآليلات مع الانتخاب منخفضًا للغاية. عندما تكون نسبة الآليل منخفضة أو مرتفعة أصلا كما سبق أن أوضحنا، ففى حالة استبعاد جميع النباتات المتنحية الأصيلة (كما فى المثال السابق) فإن يلزم ١٢ جيلا لزيادة نسبة الآليل السائد من ٩٠٠ إلى ٩٥٠ بينما يلزم ٣٢ جيلاً أخرى لزيادة نسبته من ٩٥٠ إلى ٩٨٠ وإذا فرض أن معامل الانتخاب s كان ٠,٢ وهو ما يحدث عندما تكون درجة التوريث منخفضة فإنه يلزم فى هذه الحالة ٥٤ جيلاً لزيادة نسبة الآليل السائد من ٩٠٠ إلى ٩٥٠، و ١٥٥ جيلا لزيادة نسبته من ٩٥٠ إلى ٩٨٠، هذا بفرض عدم ظهور الآليل غير المرغوب كطفرة أثناء إجراء عملية الانتخاب

عدد الصفات التى ينتخب لها المربى

يؤثر عدد الصفات التى ينتخب لها المربى على شدة الانتخاب الممكنة، حيث تقل شدة الانتخاب مع كل زيادة فى عدد الصفات. فلو أن المطلوب هو انتخاب أفضل ٥ من النباتات فى عشيرة مكونة من ١٠٠٠ نبات مثلا لأمكن – فعلاً – إجراء الانتخاب على أفضل ٥٪ من النباتات فى هذه الصفة. ولكن شدة الانتخاب تخف حدتها مع زيادة عدد الصفات التي ينتخب لها المربى، حيث يلزم – حينئذ – إجراء الانتخاب على أفضل ٢٢٪، و ٣٧٪، و ٥٥٪، و ٧٤٪ من النباتات عند الانتخاب لصفتين،

وثلاث، وخمس، وعشر صفات على التوالى، بفرض تساوى شدة الانتخاب بالنسبة لجميع الصفات المنتخبة؛ وذلك حسب المعادلة التالية:

النسبة المئوية لأفضل النباتات التى يجب الإبقاء عليها = $\sqrt[ن]{س} \times ١٠٠$

حيث إن:

ن = عدد الصفات المنتخبة.

س = نسبة الأفراد التى يجب الإبقاء عليها للمحافظة على حجم العشيرة (٥٪ فى المثال السابق؛ عن Allard ١٩٦٤).



الفصل الثالث عشر

التربية الداخلية وقوة الهجين

سبق أن تناولنا بالشرح فى كتاب آخر من هذه السلسلة ("طرق تربية النبات حسن ٢٠٠٥) المبادئ العامة المتعلقة بكل من التربية الداخلية وقوة الهجين، ولذا فإننا نقصر اهتمامنا فى هذه الفصل على دور التربية الداخلية وقوه الهجين فى تحسين الصفات الكمية.

معامل التربية الداخلية

توصف درجة التقارب بين الأفراد باسم معامل التربية الداخلية inbreeding coefficient (أو F)، وهو احتمال كون أى أليلين فى الموقع الجينى الواحد متماثلين فى الأصل أو النسب وتصف قيمة F فى العشيرة متوسط مستوى الأصالة الوراثية فيها

ولقد وجد فى النباتات الثنائية التضاعف علاقة وثيقة بين معامل التربية الداخلية ومدى التدهور الذى يحدث بفعل التربية الداخلية inbreeding depression

ويستدل من الدراسات العديدة التى أجريت على الذرة، ما يلى:

١ – توجد علاقة خطية بين نسبة الأصالة الوراثية وأداء الصفات الكمية

٢ – ليس لطريقة التربية الداخلية تأثيرات فعلية على أداء السلالات التى تتماثل فى مستوى تربيتها الداخلية (مستوى أصالتها الوراثية).

٣ – إن النقص فى الأداء المرتبط بالنقص فى مستوى عدم التماثل الوراثى heterozygosity يمكن وصفة جيدًا بالتأثير الإضافى للجينات غير المرتبطة

٤ – ليس للتفوق تأثيرات هامة – فيما يبدو – على التدهور مع التربية الداخلية.

وسائل تحقيق الأصالة الوراثية

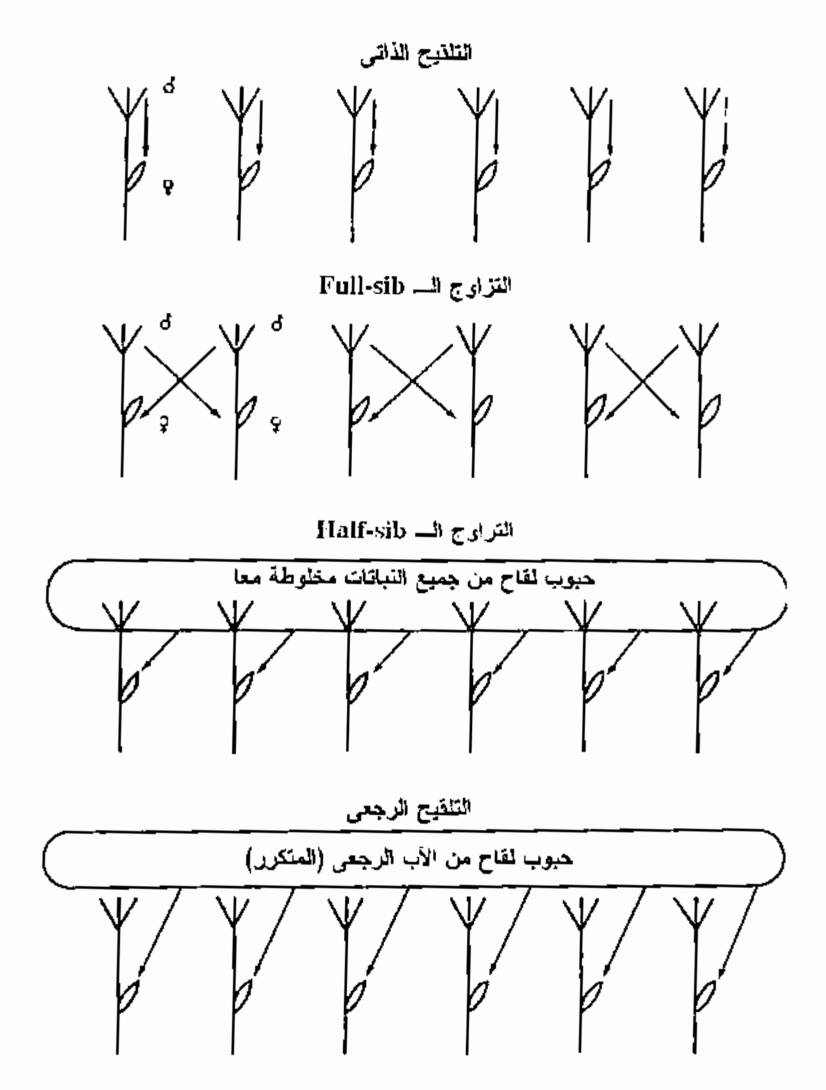
توجد أربع وسائل لزيادة الأصالة الوراثية بالتربية الداخلية، هى (شكل ١٣–١):

١ – التلقيح الذاتى، حيث يلقح كل نبات ذاتيًا.

٢ التزاوجات الـ full-sib، حيث يلقح كل زوجين من نباتات العشيرة معًا

٣ التروجت الـ half-sib، حيث تلقح النباتات المفردة بعينه عشـوائية مـن لقاح العسيرة

٤ – التلقيح الرجعي. حيث تلقـح أفـراد مـن العشـيرة رجعيًـا إلى أحـد أبويـها فـي الأجيال المتتالية



سكل (١٣–١) أربع وسائل لتحقيق الأصالة الوراثية، مع استخدام الذرة كمثـال (عـن Fehr ١٩٨٧).

ونقدم فى جدول (١٣-١) التغيرات فى قيمة F التى تحدث عند اتباع أى من تلك الطرق فى نوع ثنائى التضاعف، علمًا بأن قيمة F للجيل الثانى تعتبر صفرًا، وأن نسبة الأصالة الوراثية التى تظهر فى كل جيل من أجيال التلقيح الرجعى تتوقف على مستوى التربية الداخلية للأب الرجعى (المتكرر)، حيث تكون قيمة F صفرًا عندما يكون الأب المتكرر مفتوح التلقيح تمامًا، وتكون قيمتها واحدًا صحيحًا عندما يكون الأب المتكرر أصيلاً وراثيًا تمامًا (عن Fehr ١٩٨٧).

ويعد التلقيح الذاتى، والتلقيح الرجعى لأب مربى داخليًا هما أقصى درجات التربية الداخلية، ويليهما التزاوجات الـ full-sib (جدول ١٣-١). هذا . وتتحقق الأصالة الوراثية فى نهاية المطاف فى جميع طرق التربية الداخلية أيًّا كانت (شكل ١٣-٢) باستثناء تلك التى يكون فيها التلقيح رجعيًّا إلى أب غير مرب داخليًا، حيث تكون أقصى قيمة لمعامل التربية الداخلية فى تلك الحالة هى ٠,٥.

ومع تباين سرعة الوصول إلى الأصالة الوراثية باختلاف طرق التربية الداخلية تتباين كذلك الفرص التى تتاح للمربى لإجراء الانتخاب أثناء التربية الداخلية، فكلما قلت سرعة تثبيت الجينات غير المرغوب فيها كلما ازدادت فرصة إجراء الانتخاب المرغوب فيه. وعند تقرير الأفضلية بين الطرق التى يمكن اتباعها لإجراء التربية الداخلية يتعين على المربى المفاضلة بين أهمية الانتخاب والوقت الذى يلزم للوصول إلى المستوى المطلوب من التربية الداخلية.

التربية الداخلية فى الأنواع المتضاعفة

يقدر معامل التربية الداخلية لنوع رباعى التضاعف ذاتيًا يلقح ذاتيًا بالمعادلة التالية:

$$F = \frac{1}{6} [1 + 2\alpha + (5 - 2\alpha) F']$$

حيث إن:

F = احتمال أن أى آليلين عند أى موقع جينى متماثلين فى الأصل والنسب.

α = احتمال حدوث انقسام اختزالى يترتب عليه إنتاج جاميطات تحتوى على آليلات من كروماتيدات أختيه.

F' = معامل التربية الداخلية للجيل السابق.

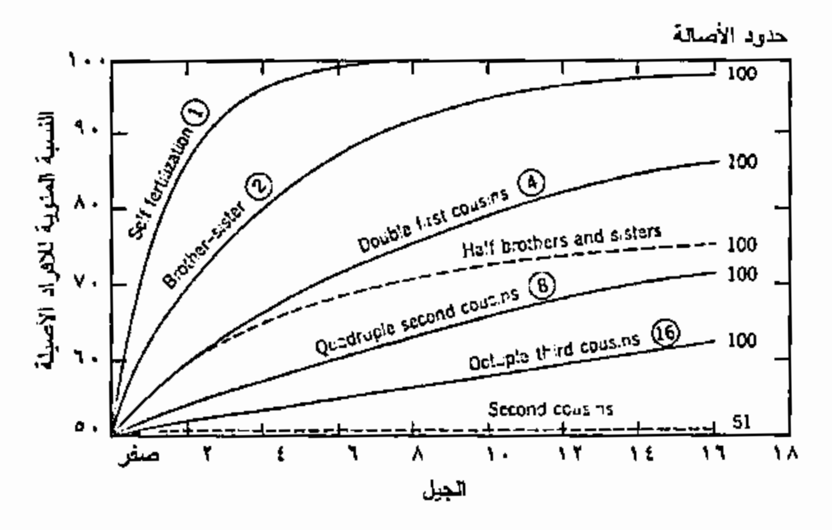
جدول (١٣ – ١) حساب التغيرات التي تحدث في معامل التربية الداخلية (F) عند اتباع اي من طرق التربية الداخلية الموضحة في شكل (١٣–١)

جيل التربية الداخلية	التلقيح الذاتي	Full Sib	Half Sib	التلقيح الرجعي – لأب المتكرر: مربى داخليا (F = ١)	التلقيح الرجعي – لأب المتكرر: غير مربى داخليا (F = صفر)
	F = ½ (1 + F′)	F = ¼ (1 + 2F′ + F″)	F = ⅛ (1 + 6F′ + F″)	[illegible]	[illegible] 2F
1	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
2	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
3	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
4	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]

F = معامل التربية الداخلية

F' = معامل الجيل السابق

F'' = معامل الجيل الثاني المتباعد. الجيل ١ هو الجيل الأول بعد الجيل الثاني لدى تلك F = صفر

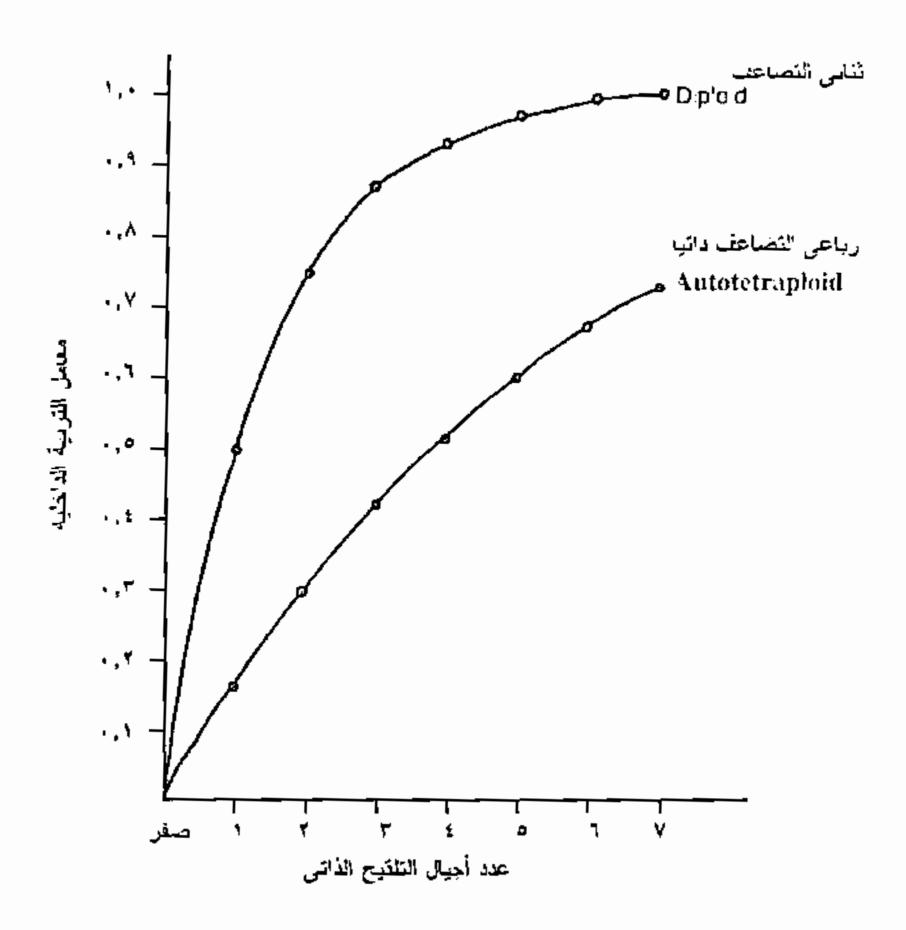


شكل (١٣-٢): مقارنة بين سبع طرق للتزاوج – منها ست طرق للتربية الداخلية – في سرعة الوصول إلى الأصالة الوراثية. تمثل المنحنيات غير المقطة حالات التربية الداخلية التي تعزل فيها العشيرة إلى عدد من السلالات، ويوضح على تلك المنحنيات العدد الثابت للنباتات المستخدمة لاستمرار التربية الداخلية في كل جيل، وذلك داخل دائرة. كذلك توضح نسبة الأصالة الوراثية التي تتحقق بعد عدد غير محدود من أجيال التربية الداخلية في كل نظام على يمين المنحنى الخاص بكل طريقة من طرق التربية الداخلية.

وعندما يحدث تلقيح ذاتي لجيل واحد في عشيرة كانت أصلاً ذات تلقيح خلطي عشوائي، فإن كلا من α، و F′ تساوي صفرا؛ وبذا .. فإن F تساوي سُدسا

ونظرًا لأن تحقيق الأصالة الوراثية في الموقع الجيني الواحد لفرد رباعي التضاعف يتطلب تواجد أربعة آليلات متماثلة، مقارنة بآليلين فقط في النباتات الثنائية التضاعف؛ لذا فإن الوصول إلى الأصالة الوراثية يكون أبطأ كثيرًا في النباتات الرباعية التضاعف عما يكون عليه الحال في النباتات الثنائية المجموعة الكروموسومية (شكل ١٣-٣).

ولقد وجد أن التدهور الذي يحدث مع التربية الداخلية في النباتات المتضاعفة ذاتيًا يكون أقل مما يحسب عن طريق معامل التربية الداخلية، وأرجع ذلك إلى النقص الذي يحدث في التفاعلات المرغوب فيها بين الآليلات المتعددة في الموقع الجيني الواحد



شكل (١٣–٣) العلاقة بين معامل التربية الداخلية وعدد أجيال التلقيح الذاتى فى كل من الأنواع الثنائية **diploid**، والرباعية التضاعف ذاتيًا **autotetraploid**

هذا ولا يأخذ التغير فى درجة الأصالة الوراثية فى النباتات المتضاعفة ذاتيًا المقدر بمعامل التربية الداخلية لا يأخذ فى الاعتبار التغيرات فى عدد المواقع التى يكون بها أليلين مختلفين، أو ثلاث أو أربع آليلات مختلفة ويعتبر عدد الأليلات المختلفة عند الموقع الجينى الواحد عاملا فى التعبير عن التدهور الذى يحدث مع التربية الداخلية فى النباتات المتضاعفة ذاتيًا

وبسبب تعدد آليلاتها فإن النباتات المتضاعفة ذاتيًا يمكن أن يتراكم فيها عدد أكبر من الآليلات المتنحية الضارة عما يمكن أن يحدث فى النباتات الثنائية التضاعف،

ويمكن أن يُسهم فيها عدد الآليلات المتنحية الضارة – أثناء التربية الداخلية – في زيادة شدة التدهور بها، عما يستدل عليه من معامل التربية الداخلية.

وفي المقابل .. فإن قوة الهجين تزداد في النباتات المتضاعفة ذاتيًّا بزيادة عدد الآليلات المختلفة عن بعضها البعض في الموقع الجيني الواحد، فالهجن الـ tetragenic (abcd)– وهي التي يمكن الحصول عليها من الهجن الزوجية – تكون أقوى نموًا من الهجن الـ trigenic (مثلاً abcc)، وهي التي تكون أقوى من الهجن الـ digenic (مثلاً aabb)، وتكون أقلها في قوة الهجين الهجن الـ monogenic (مثلاً aaaa) (عن Fehr ١٩٨٧).

القدرة على التآلف وقوة الهجين

يُعنى بالقدرة على التآلف combining ability قدرة التركيب الوراثي على نقل خصائص ممتازة إلى الهجن التي يدخل في تكوينها. وتعتمد قيمة السلالة المرباة داخليًّا على قدرتها على إنتاج هجنًا متفوقة عندما تلقح مع سلالات أخرى.

ومن أهم سمات القدرة على التآلف، ما يلي:

١ – تساعد القدرة على التآلف في تقييم السلالات من حيث قيمتها الوراثية، وفي انتخاب المناسب منها لإنتاج الهجن التجارية، أو التلقيحات التي تبدأ بها برامج التربية

٢ – يلزم لأجل تحليل القدرة على التآلف عمل تلقيحات دياليل، أو دياليل جزئي، أو line x tester

٣ – يساعد تحليل القدرة على التآلف في التعرف على أفضل توافقات سلالات الهجن التي قد يمكن إنتاجها تجاريًّا.

٤ – يفيد تحليل القدرة على التآلف – كذلك – في إنتاج الأصناف التركيبية.

٥ – لا تعتمد تقديرات القدرة على التآلف على أي فروض وراثية.

٦ – يوفر تحليل القدرة على التآلف معلومات عن الفعل الجيني المتحكم في ظهور مختلف الصفات الكمية، وبذا .. فهو يساعد في اختيار طريقة التربية المناسبة للتحسين الوراثي لتلك الصفات.

القدرة العامة على التآلف

إن القدرة العامة على التآلف general combining ability هى متوسط أداء سلالة أو تركيب وراثى فى سلسلة من الهجن، وهى تقدر من العائلات غير الشقيقة half-sib families، بمعنى أن التلقيحات التى تشترك – معًا - فى أحد الآباء تستعمل فى حساب القدرة العامة على التآلف لهذا الأب

ومن سمات القدرة العامة على التآلف، ما يلى:

١ – تعد القدرة العامة على التآلف دليلاً على التباين الجينى الإضافى، ولكن إذا ما كان هناك تفوقًا، فإن القدرة العامة على التآلف سوف تتضمن - كذلك – التباين الإضافى × الإضافى

٢ – تقدر القدرة العامة على التآلف من العائلات غير الشقيقة.

٣ – ترتبط القدرة العامة على التآلف إيجابيًا مع درجة التوريث على النطاق الضيق

٤ – تفيد القدرة العامة على التآلف فى انتخاب السلالات ذات القدرة العامة الجيدة على التآلف مع غيرها من السلالات لأجل إنتاج الهجن.

القدرة الخاصة على التآلف

إن القدرة الخاصة على التآلف specific combining ability هى تعبير عن الأداء الخاص بتركيب وراثى أو سلالة فى هجين معين؛ وبذا فإنها تمثل الانحراف فى هجين معين عن القدرة العامة على التآلف

ومن أهم سمات القدرة الخاصة على التآلف، ما يلى:

١ – تعد القدرة الخاصة على التآلف دليلاً على تباين السيادة، ولكن إذا كان هناك تفوقا، فإن القدرة الخاصة على التآلف تتضمن – كذلك – تباينات التفاعلات غير الآليلية الإضافى × الإضافى، والإضافى × السيادة، والسيادة × السيادة

٢ – تقدر القدرة الخاصة على التآلف من العائلات الشقيقة full-sib families

٣ – ترتبط القدرة الخاصة على التآلف إيجابيًا مع قوة الهجين

٤ – تساعد القدرة الخاصة على التآلف فى التعرف على توافيق الآباء المناسبة لإنتاج الهجن التجارية المتميزة

طرق تقدير قوة الهجين

تعرف ثلاثة أنواع من قوة الهجين (h)، كما يلى (عن Agrawal ١٩٩٨):

١ – قوة الهجين النسبية heterosis:

يُعبر فيها عن قوة الهجين نسبة إلى متوسط الصفة فى الأبوين المستعملين فى إنتاج الهجين، كما يلى:

$$h = [\bar{F}_1 - (\bar{P}_1 + \bar{P}_2) / 2] / F_1$$

٢ – الـ heterobeltiosis:

يعبر فيها عن قوة الهجين نسبة إلى الأب الأعلى فى الصفة المعنية، كما يلى:

$$h = [\bar{F}_1 - \bar{P}_1 \text{ or } \bar{P}_2] / F_1$$

ويستعمل فى المعادلة P_1 أو P_2 .. أيهما أعلى.

٣ – قوة الهجين القياسية standard heterosis:

يُعبر فيها عن قوة الهجين نسبة إلى هجين أو صنف قياسى standard variety (SV)، كما يلى:

$$h = (\bar{F}_1 - \overline{SV}) / F_1$$

مدلولات قوة الهجين وما يعقبها من تدهور فى الأجيال التالية

يستدل من تقديرات قوة الهجين heterosis، والتدهور مع التربية الداخلية inbreeding depression على ما يلى:

١ – إذا أعقب قوة الهجين العالية تدهورًا مع التربية الداخلية دل ذلك على وجود فعل جينى غير إضافى (سيادة وتفوق).

٢ – إذا كان الأداء متماثلاً فى كل من الجيلين الأول والثانى، دل ذلك على وجود فعل جينى إضافى.

٣ – إذا كانت قوة الهجين سالبة فى الجيل الأول وأعقبتها زيادة (عدم تدهور) فى الجيل الثانى، دل ذلك – كذلك – على وجود فعل جينى إضافى.

٤ – تكون قوة الهجين أعلى ما يمكن عندما تكون بعض الآليلات مثبتة فى أحد الآباء، وبعضها الآخر مثبتًا فى الأب الآخر.

٥ – لا تُظهر الجينات التى توجد بها سيادة قوة هجين فى الجيل الأول، ولكنها

قد تظهر تحسنا فى الأداء فى الجيل الثانى بسبب تثبيت الجينات ذات الفعل الإضافى

٦ - إذا أظهرت بعض الجينات سيادة فى أحد الاتجاهات، وأظهر بعضها الآخر سيادة فى الاتجاه المعاكس فإنه لن تظهر قوة هجين فى الجيل الأول بسبب إلغائها لتأثيرات بعضها البعض (عن Singh & Naryanan ١٩٩٣)

الفصل الرابع عشر

الانتخاب فى الصفات الكمية

التنبؤ بمدى التقدم الذى يمكن إحرازه بالانتخاب

يتوقف مدى التقدم الذى يمكن إحرازه عند الانتخاب للصفات الكمية على العوامل التالية

١ – مدى توفر الاختلافات الوراثية.

٢ – درجة توريث الصفة.

٣ – شدة الانتخاب للصفة.

شدة الانتخاب

تعرف شدة الانتخاب بأنها: النسبة بين عدد الأفراد أو السلالات المنتخبة إلى عدد الأفراد أو السلالات المختبرة. ولا يكون الانتخاب غير المباشر للصفات الثانوية مجديًا إلا إذا كان التعرف عليها أسهل، ويتطلب جهدًا ووقتا أقل مما يلزم للتعرف على الصفت الأولية. كما تزيد فاعلية الانتخاب غير المباشر إذا كانت درجة التوريث على النطاق الضيق أعلى فى الصفة الثانوية مما فى الصفة الأولية. ويتأتى ذلك إذا كانت الصفة الثانوية ذات تباين إضافى كبير نسبيًّا، أو كانت أقل تأثرًا بالتغيرات البيئية. أو أقل تفاعلاً مع البيئة ونظرا لأن الجذر التربيعى لدرجتى توريث الصفتين الأولية والثانوية هو الذى يدخل فى المعادلة التى تبين العلاقة بينهما، لذا فإن من الضرورى أن تكون درجة توريث الصفة الثانوية أعلى بكثير من درجة توريث الصفة الأولية، حتى تظل النسبة بينهما كبيرة بعد استخراج الجذر التربيعى لكل منهما.

ولا توجد فائدة ترجى من الانتخاب غير المباشر إن لم يوجد ارتباط وراثى واضح بين الصفتين الأولية والثانوية. ويقدر هذا الارتباط بتقييم تراكيب وراثية مناسبة لذلك فى ظروف بيئية متباينة، حيث يستدل من ارتباط الشكل الظاهرى phenotypic

correlation بين الصفتين – مبدئيًا - على العلاقة بين الصفتين ويتطلب قياس الارتباط الوراثي genetic correlation بين الصفتين استعمال تراكيب وراثية عشوائية من عشائر معرلة كما يستفاد أحيانا من السلالات ذات الأصول الوراثية المتشابهة في هذا الشأن

هذا . ويقدر الارتباط الوراثي بالمعادلة التالية:

الارتباط الوراثي =

$$\frac{\text{التباين الوراثي المرافق genetic co-variance للصفتين الأساسية والثانوية}}{\sqrt{\text{التباين الوراثي للصفة الأساسية} \times \text{التباين الوراثي للصفة الثانوية}}}$$

أما ارتباط الشكل المظهري فيقدر بالمعادلة التالية:

ارتباط الشكل المظهري =

$$\frac{\text{متوسط حاصل ضرب قيمة الصفتين الأساسية والثانوية في الأفراد المختبرة}}{\sqrt{\text{متوسط مربع قيمة الصفة الأساسية} \times \text{متوسط مربع قيمة الصفة الثانوية في نفس الأفراد}}}$$

(عن Kwon & Torrie ١٩٦٤).

توصيف موجز للتقدم الوراثي بالانتخاب

يعرف التقدم الوراثي genetic advance بأنه التحسن في متوسط القيمة الوراثية للنباتات المنتخبة مقارنة بعشيرة الآباء، وهو مقياس للتقدم الوراثي بالانتخاب

ويعتمد نجاح التقدم الوراثي بالانتخاب على العوامل التالية:

١ – مدى التباينات الوراثية

فكلما ازدادت التباينات الوراثية في العشائر التي يجرى عليها الانتخاب كلما ازداد التقدم الوراثي مع الانتخاب والعكس بالعكس

٢ – درجة التوريث

فكلما زادت درجة التوريث كلما ازداد التقدم الوراثي مع الانتخاب والعكس بالعكس

٣ – شدة الانتخاب:

شدة الانتخاب selection intensity هى نسبة النباتات أو السلالات المنتخبة للدراسة. وعادة .. تعطى شدة الانتخاب العالية تقدمًا أكبر عما تعطيه شدة الانتخاب المنخفضة- على أن يكون ذلك فى حدود معينة كما أسلفنا.

هذا ويعرف الفرق بين متوسط نسل النباتات المنتخبة ومتوسط العشيرة التى أجرى عليها الانتخاب (عشيرة الأساس) باسم genetic gain، ويرمز له بالرمز R، حيث يكون:

$$R = \bar{X}P - \bar{X}O$$

علمًا بأن $\bar{X}P$ متوسط الصفة فى أنسال progenies النباتات المنتخبة، و $\bar{X}O$ متوسط الصفة فى العشيرة الأصلية original.

أما الفرق بين متوسط قيمة الشكل المظهرى للنباتات المنتخبة ذاتها ($\bar{X}S$، حيث S تشير إلى النباتات المنتخبة selected) ومتوسط قيمة الشكل المظهرى للعشيرة التى أجرى عليها الانتخاب ($\bar{X}O$) فإنه يعرف باسم تفاضل الانتخاب selection differential، ويعطى الرمز k؛ وبذا يكون:

$$k = \bar{X}S - \bar{X}O$$

ويقدر التقدم الوراثى genetic advance (G_s) بالمعادلة التالية:

$$G_s = (k)\,(H)\,(SD\;P)$$
$$= (k)\,(VP)\,½\,(V_g / V_P)$$

حيث إن:

SD P = هو الانحراف القياسى للشكل المظهرى لعشيرة الأساس.

H = درجة توريث الصفة المعنية.

وتأخذ تقديرات G_s نفس وحدات قياس المتوسط.

ويجب حساب التقدم الوراثى فى خليط من السلالات النقية على أساس درجة التوريث على النطاق العريض، وفى العشائر المنعزلة على أساس درجة التوريث على النطاق الضيق.

هذا وتدل القيم العالية للتقدم الوراثى على ارتفاع قيمة التباين الإضافى. بينما تدل القيم المنخفضة للتقدم الوراثى على ارتفاع قيمة التباين غير الإضافى

وتعتبر تعديرات التقدم الوراثى خاصة فقط بالعشائر التى تجرى عليها الدراسة (عن Singh & Naryanan ١٩٩٣)

عرض مفصل للتقدم الوراثى الممكن تحقيقه بالانتخاب

يعبر عن التقدم الوراثى (G) لكل دورة انتخاب (G_c) بالمعادلة التالية

$$G_c = h^2D$$

حيث إن

h^2 = درجة التوريث على النطاق الضيق.

D = معامل الانتخاب التفاضلى selection differential (وهو الفرق بين أداء الأفراد المنتخبة من العشيرة ومتوسط أداء تلك العشيرة التى يجرى عليها الانتخاب)

ويحصل على التقدم الوراثى لكل سنة (G_y) بقسمة G_c على عدد السنوات (y) التى تلزم لكل دورة انتخاب، أى إن

$$G_y = G_c / y$$

ويمكن التعبير عن معامل الانتخاب التفاضلى بالمعادلة التالية:

$$D = k\,\sigma_{ph}$$

حيث إن.

k = معامل الانتخاب التفاضلى معبرًا عنه بالوحدات القياسية

σ_{ph} = الجذر التربيعى لتباين الشكل المظهرى.

وبذا، فإنه يمكن إعادة التعبير عن G_c بالمعادلة التالية.

$$G_c = h^2D = (\sigma^2_A/\sigma^2_{ph})\,k\,\sigma_{ph} = (k\sigma^2_A) / \sigma_{ph}$$

حيث إن:

σ^2_A = التباين الإضافى

σ^2_{ph} = تباين الشكل المظهرى.

ونظرًا لأن σ^2_{ph} يتضمن كلا من σ^2_e، و σ^2_g، و σ^2_t. فإن الجذر التربيعى لتباين الشكل المظهرى المستعمل فى المعادلة السابقة يمكن التعبير عنه كما يلى

$$\sigma_{ph} = \sqrt{\sigma^2_e / rt) + (\sigma^2_{ge} / t) + \sigma^2_g}$$

حيث إن

r = عدد المكررات

t = عدد البيئات التى اختبرت فيها التراكيب الوراثية

أما التركيب الوراثى genotype فيعنى به النبات الفردى، أو نسله المستخدم فى التقييم وبعنى بالبيئة المواقع أو السنوات التى أجريت فيها الاختبارات

ويمكن تجزئه تباين الخطأ التجريبى (σ^2_e) إلى التباين بين النباتات فى الوحدة التجريبية (σ^2_w)، والتباين من وحدة لأخرى σ^2، كما يلى

$$\sigma^2_e = (\sigma^2_w / n) + \sigma^2$$

حيث إن n = عدد النباتات فى الوحدة التجريبية

ويتضمن التباين بين النباتات فى الوحدة التجريبية التباين الذى يرجع إلى التأثيرات البيئية، والاختلافات الوراثية بين النباتات وتتضمن التأثيرات البيئية التباينات فى خصوبة التربة، ورطوبتها، وأى عوامل أخرى يمكن أن تجعل النباتات المتماثلة وراثيًا تختلف مظهريًا وترجع الاختلافات الوراثية بين النباتات فى الوحدة التجريبية إلى الانعزالات فى النسل الواحد لسلالة أو عائلة . ويمكن تجزئة التباين داخل الوحدة التجريبية إلى تباين بيئى (σ^2_u)، وآخر وراثى (σ^2_{wg})، كما يلى:

$$\sigma^2_w = \sigma^2_u + \sigma^2_{wg}$$

وبذا فإن معادلة التقدم الوراثى فى السنة يمكن تلخيصها بالاستبدالات لقيمة σ_{ph} ومكوناتها، كما يلى.

$$G_y = k\,\sigma^2_A / y\,\sigma_{ph}$$

$$= k\,\sigma^2_A / y\,\sqrt{(\sigma^2_e / rt) + (\sigma^2_{ge} / t) + \sigma^2_g}$$

$$= k\,\sigma^2_A / y\,\sqrt{\{[(\sigma^2_w / n) + \sigma^2] / rt\} + (\sigma^2_{rg} / t) + \sigma^2_p}$$

$$= k\,\sigma^2_A / y\,\sqrt{(\{[(\sigma^2_u + \sigma^2_{wg}) / n] + \sigma^2\} / rt + (\sigma^2_{rg} / t) + \sigma^2_g}$$

أما التقدم الوراثى الذى يحـدث فـى كـل دورة مـن دورات الانتخـاب (G_c) . فإنـه يتوقف على طريقة التربية المتبعة، والتى تتوقف فاعلية الانتخـاب فـى كـل منـها علـى مدى الاستفادة من التأثير الإضافى للجين. وبينما تناسب الطرق الآتـى بيانـها النباتـات الخلطية التلقيح – وهى التى يحدث فيها التزاوج عشوائيًا فإنها يمكن أن تستعمل مع النباتات الذاتية التلقيح، إذا ما أجرى تلقيح عشوائى صناعى فيما بينها.

ويتأثر مقدار التباين الإضافى بمدى التحكم الواقع فـى اختيـار الآبـاء المسـتعملة فـى إنتاج الأجيال التالية. وتعرف العلاقة بين النبات أو البذرة المستعملة فـى التعـرف علـى التراكيب الوراثية المتفوقة (وحدة الانتخاب)، وبين النبات أو البـذرة المسـتعملة لدراسـة الانعـزال (وحدة الانعزال) باسم تحكم الآباء Parent Control، وهو الذى يرمز له بالرمز (c).

ويعطى تحكم الآباء (c) القيم التالية:

١ – تـأخذ c القيمـة ٠.٥ عندمـا تكـون وحـدة الانتخـاب مماثلـة لوحـدة الانعـزال، وحينما لا تنتخـب سـوى الأمـهات، وهـو مـا يحـدث – مثـلاً – حينمـا تُلقح نباتـات الأمهات المنتخبة بنباتات آباء منتخبة وغير منتخبة – على حد سواء – مثلما فى طريقة التربية بالانتخاب المتكرر للشكل المظهرى، وطريقة الكوز للخط عندما يجرى الانتخـاب بعد التلقيح

٢ – تأخذ c القيمة ١.٠ حينما تكون وحدة الانتخاب مماثلـة لوحـدة الانعـزال، مـع انتخاب كل من الأمهات والآباء، مثلما فـى طريقـة التربيـة بالانتخـاب المتكـرر للشـكل المظـهرى قبـل التلقيـح، وطريقـة تلقيـح النباتـات المنتخبـة بصنـف اختبـارى (half-sib family)، حينما تستعمل البذور المتبقية من التلقيحات (بعد تقييم التلقيحات)، وطريقـة الانتخـاب فـى نسـل النباتـات المنتخبـة بعـد تلقيحـها مـع بعضـها البعـض (full-sib family)، وكذلك فى حالات التلقيح الذاتى للنباتات المنتخبة

٣ – تأخذ c القيمة ٢٠ حينما لا تكون وحدتا الانتخاب والانعـزال متمـاثلتين، كمـا هى الحال فى حالة تلقيح النباتات المنتخبة بصنف اختبـارى، حينمـا تسـتعمل البـذور الناتجة من التلقيح الذاتى أو السلالات الخضرية للنباتات المنتخبـة مـن أجـل الحصـول على الانعزالات، حيث تكون وحـدة الانتخـاب هـى بـذور أنصـاف الأقـارب half-sib، بينما وحدات الانعزال هى البـذور الناتجـة مـن التلقيـح الذاتـى أو السـلالات الخضريـة للتراكيب الوراثية المنتخبة.

وتظهر فى جدول (١٤–١) قيمة تحكم الآباء (c) فى مختلف نظم التربية، وهى التى يتم التعويض بها فى معادلات التنبؤ بالتقدم مع الانتخاب.

وفيما يلى بيان بالمعادلات المستعملة فى حساب التقدم المتوقـع فـى كـل دورة مـن دورات الانتخاب (G_c)، عند اتباع كل من الطرق التى سبق بيانها:

١ – الانتخاب المتكرر للشكل المظهرى دونما تقسيم الـ Subblocks:

$$G_c = kc\sigma^2_A / \sqrt{\sigma^2_u + \sigma^2 + \sigma^2_{AE} + \sigma^2_{DE} + \sigma^2_A + \sigma^2_D}$$

٢ - الانتخاب المتكرر للشكل المظهرى مع التقسيم إلى sublocks:

$$G_c = kc\sigma^2_A / \sqrt{\sigma^2_u + \sigma^2_{AE} + \sigma^2_{DE} + \sigma^2_A + \sigma^2_D}$$

٣ – طريقة الكوز للخط المعدلة:

$$G_c = kc\ ¼\ \sigma^2_A / \sqrt{(\sigma^2_e / rt) + (¼\ \sigma^2_{AE} / t) + (¼\ \sigma^2_A)}$$

٤ – الـ half-sib

$$G_c = kc\ ¼\ \sigma^2_A / \sqrt{(\sigma^2_e / rt) + (¼\ \sigma^2_{AE} / t) + ¼\ \sigma^2_A)}$$

٥ الـ full-sib:

$$G_c = kc\ ½\ \sigma^2_A / \sqrt{(\sigma^2_e / rt) + [(½\ \sigma^2_{AE} + ¼\ \sigma^2_{DE}) / t] + (½\ \sigma^2_A) + (¼\ \sigma^2_D)}$$

٦ النسل الناتج من التلقيح الذاتى (السلالات الـ $S_{0:1}$):

$$G_c = kc\ \sigma^2_{A'} / \sqrt{(\sigma^2_e / rt) + [(\sigma^2_{AE'} + ¼\ \sigma^2_{DE}) / t] + (\sigma^2_{A'}) + (¼\ \sigma^2_D)}$$

جدول (١٤-١). قيمة الـ parental control (أو c) فى مختلف نظم التربية (عن Fehr ١٩٨٧).

الطريقة	عدد المواسم لكل دورة	الـ Parental control (c)
الانتخاب المتكرر للشكل الظهرى		
ينتخب أحد الأبوين بعد الإزهار	١	١/٢
تنتخب كلا الأبوين قبل الإزهار	١	١
تنتخب السلالات الخضرية وتلقح ذاتيًا، ويعاد تجميعها	٢	١
انتخاب الـ half-sib		
طريقة الكوز للخط المعدلة		
انتخاب أحد الآباء	١	١/٢
انتخاب كلا الأبوين	٢	١
استعمال العشيرة كـ tester		
إعادة تجميع البذور الـ half-sib المتبقية	٢	١
إعادة تجميع البذور الناتجة من التلقيح الذاتى (فى السلالات الخضرية)	٣	٢
استعمال سلالة مرباة داخليًا كـ tester (إعادة تجميع بذور التلقيح الذاتى	٣	٢
الـ full-sib	٢	١
النسل الملقح ذاتيًا		
سلالات $S_{0:1}$	٣	١
سلالات $S_{1:2}$	٤	١
سلالات $S_{2:3}$	٥	١

$S_{0:1}$ هى السلالة الـ S_0 فى الجيل التالى لها أى فى الـ S_1

$S_{1:2}$ هى السلالة الـ S_1 فى الجيل التالى لها أى فى الـ S_2

$S_{2:3}$ هى السلالة الـ S_2 فى الجيل التالى لها أى فى الـ S_3

حيث إن:

σ^2_u = التباين البيئى داخل القطعة التجريبية

σ^2_{AE} = تباين التفاعل الإضافى × البيئى.

σ^2_{DE} = تباين التفاعل. السيادة × البيئي.

σ^2_A = التباين الإضافي

σ^2_D = تباين السيادة.

k = الـ standardized selection differential.

n = عدد النباتات بالوحدة التجريبية plot.

r = عدد المكررات في كل بيئة

t = عدد البيئات

$\sigma^2_{A'}$ = التباين الوراثي الإضافي + مكون يكون أساسًا دالة على درجة السيادة

٧ – إذا ما أجرى انتخابا للشكل المظهري داخل كل خط في حالة طريقة النسل الناتج من التلقيح الذاتي، فإن المعادلة تصبح كما يلي.

$$G_c = k_c \, ¾ \, \sigma^2_A / \sqrt{\sigma^2_u + ¾ \, \sigma^2_{AE} + \sigma^2_{DE} + ¾ \, \sigma^2_A + \sigma^2_A}$$

٨ – الانتخاب المتكرر المتبادل الـ half-sib:

$$G_c = [k_c \, ¼ \, \sigma^2_{A(1)} / \sqrt{(\sigma^2_{e(1)} / rt) + (¼ \, \sigma^2_{AE(1)} / t) + (¼ \, \sigma^2_{A(1)}}]$$

$$+ [k_c \, ¼ \, \sigma^2_{A(2)} / \sqrt{(\sigma^2_{e(2)} / rt) + (¼ \, \sigma^2_{AE(2)} / t) + (¼ \, \sigma^2_{A(2)}})$$

٩ – الانتخاب المتكرر المتبادل الـ full-sib·

$$G_c = k_c \, ½ \, \sigma^2_A / \sqrt{(\sigma^2_e / rt) + [(½ \, \sigma^2_{AE'} + ¼ \, \sigma^2_{DE}) / t] + (½\sigma^2_{A'}) (¼ \, \sigma^2_{D'})}$$

حيث إن·

(1) = المكونات في العشيرة 1.

(2) = المكونات في العشيرة 2.

وتجدر الإشارة إلى أن تباين الشكل المظهري – في المقام - في جميع المعادلات السابقة يتضمن التباين الوراثي الكلي (σ^2_P) بين مختلف التراكيب الوراثية، والذى يشتمل على تباينات الإضافة، والسيادة، والتفوق. أما البسط في تلك المعادلات فإنه يتضمن التباين الوراثي الإضافي (σ^2_A) فقط لأنه الجزء الوحيد من التباين الوراثي الذى ينتقل من النباتات المنتخبة إلى أنسالها ويمكن لتبايني السيادة والتفوق أن يكونا

هامين لأداء الفرد ويسهمان فى التباين الوراثى الكلى، ولكنهما لا يوضعان فى البسط لأن التفاعلات الآليلية داخل الموقع الجينى الواحد وبين مختلف المواقع الجينية لا تنتقل من النباتات المنتخبة إلى أنسالها

هذا وتستخدم المعادلات السابقة فى التنبؤ بالتقدم المتوقع فى كل دورة انتخاب لمقارنة مدى كفاءة مختلف طرق التربية، قبل بدء برنامج الانتخاب، وذلك حتى يمكن اختيار أكثرها كفاءة

ويعطى Fehr (١٩٨٧) مثالاً مفصلاً لحالة قارن فيها التقدم السنوى المتوقع للانتخاب عند اتباع أى من سبع طرق للتربية، وعند اختلاف عدد العروات الممكنة من ١-٣ عروات سنويًا

وتقدر مختلف القيم فى المعادلات السابقة، كما يلى:

١ – تباين الشكل المظهرى والتباين الوراثى بمكوناته المختلفة

يقدر تباين الشكل المظهرى والتباين الوراثى (σ^2_g) بين التراكيب الوراثية - بسهولة – من تحليل التباين للتراكيب الوراثية العشوائية المقيمة فى عدة بيئات، أو بأى من الطرق الأخرى التى أسلفنا بيانها فى فصول سابقة من هذا الكتاب

٢ شدة الانتخاب

إن شدة الانتخاب selection intensity (أو k) هى النسبة المئوية للنباتات أو العائلات المنتخبة من العدد الكلى المقيم، معبرًا عنها بوحدات الانحراف القياسى، وهى تزداد مع انخفاض نسبة التراكيب الوراثية المنتخبة (جدول ١٤-٢)

٣ – قيمة تحكم الآباء c (أو Parent Control)

تتوقف هذه القيمة على العلاقة بين وحدة الانتخاب ووحدة الانعزال، وتأخذ إحدى ثلاث قيم هى ٠٫٥، و ١٫٠، و ٢٫٠ فى حالات طرق التربية المختلفة، كما سبق بيانه

٤ – عدد السنوات (y)

يتوقف عدد سنوات كل دورة انتخاب على طريقة التربية المتبعة، وعدد العروات

التى يمكن زراعتها من المحصول فى كل عام يكون الرقم صحيحًا إن لم يكن بالإمكان زراعة أكثر من عروة واحدة سنويًا. بينما قد يحتوى الرقم على كسور فى غير ذلك من الحالات؛ كأن يكون ١/٣ (إذا كان بالإمكان الانتهاء من ٣ دورات انتخاب فى السنة)، أو ١/٢ (إذا كان بالإمكان الانتهاء من دورتى انتخاب فى السنة)، أو واحد صحيح (عندما تستكمل دورة الانتخاب فى عام كامل كما أسلفنا)، أو ٢ (عندما تستكمل دورة الانتخاب فى عامين) ... وهكذا

جدول (١٤-٢): قيمة k المقابلة لشدة الانتخاب المطبقة (عن Fehr ١٩٨٧)

شدة الانتخاب (٪)	k
١	٢,٦٤
٢	٢,٤٢
٥	٢,٠٦
١٠	١,٧٥
١٥	١,٥٥
٢٠	١.٤٠

هذا . وتتطلب كل دورة انتخاب عروة زراعية واحدة فى طرق الانتخاب المتكرر للشكل المظهرى عند اختيار أحد الأبوين أو كليهما قبل الإزهار، وطريقة الكوز للخط عند انتخاب أحد الآباء فقط؛ بينما تتطلب كل دورة انتخاب عروتين زراعيتين فى طرق الانتخاب المتكرر للشكل المظهرى عند تلقيح الآباء المنتخبة ذاتيًّا قبل تلقيحها معًا، وطريقة الكوز للخط عند انتخاب كلا الأبوين، وعند اتباع طريقة لتلقيح بين النباتات المنتخبة (full-sib)، وكذلك عند تلقيح النباتات المنتخبة بصنف اختبارى (half-sib families)، حينما تستعمل البذور المتبقية من التلقيحات. ويزيد عدد العروات الزراعية اللازمة فى كل دورة انتخاب إلى ثلاث عروات، حينما يجرى التلقيح بين أنسال النباتات المنتخبة الملقحة ذاتيًا، وإلى أربع عروات حينما يستمر التلقيح الذاتى لجيلين، وإلى خمس عروات حينما يدوم التلقيح الذاتى لثلاثة أجيال قبل إجراء التلقيح بين السلالات المرباة بالتلقيح الذاتى (جدول ١٤-١) (عن Fehr ١٩٨٧).

ولأجل الإيجاز والتبسيط . فإن المعادلات التي سبق بيانها تحت هذا العنوان يمكن إعادة صياغتها، كما يلي:

o يمكن اعادة صياغة معادلة التقدم الوراثي بعد دورة واحدة من الانتخاب، لتصبح كما يلي

$$G_s = (k)(\sqrt{VP})(h^2)$$

حيث إن:

G_s = التقدم الوراثي المتنبأ به.

k = ثابت يعتمد على شدة الانتخاب معبرا عنها بوحدات الانحراف القياسي (سبق بيانه.

VP = تباين الشكل المظهري.

h^2 = درجة توريث الصفة المعنية على النطاق الضيق.

هذا . وتستعمل درجة التوريث على النطاق الضيق في معادلة التقدم الوراثي بالانتخاب بالنسبة للنباتات التي تكثر جنسيًا، بينما تستعمل درجة التوريث على النطاق العريض بالنسبة للنباتات التي تكثر خضريًا أو لا إخصابيًا.

وللتنبؤ بقيمة G_s يجب أن تتوزع العشيرة توزيعًا طبيعيًا فيما يتعلق بالصفة التي يُراد الانتخاب لها، أو تكون قريبة من التوزيع الطبيعي، كما يجب تضمين جميع الأفراد في المجموعة المنتخبة حسب النسبة التي يُعمل بها في شدة الانتخاب ويمثل الرقم الناتج من المعادلة القيمة الفعلية المتوقعة للزيادة في الصفة، وهي التي يمكن حسابها كنسبة مئوية من متوسط الصفة في العشيرة الأصلية.

o ويمكن تبسيط معادلة التنبؤ بالتقدم في الانتخاب وإعادة تحويرها بإدخال عامل التحكم في الأب parental control factor (c)، وهو عامل يختلف باختلاف مصدر حبوب اللقاح، فمثلاً ..

$$G_s = (c)(k)(\sqrt{VP})(h^2)$$

وإذا ما اعتمد الانتخاب على الشكل المظهري للأمهات دونما اعتبار للآباء، مثلما يكون عليه الحال في حقول النباتات الخلطية التلقيح، فإن c = ٥ . وإذا ما تم اختيار

الأبوين ولقحا معًا في معزل لتكوين الدورة التالية من الانتخاب، فإن c = ١. ويحدث هذا التضاعف في التقدم في الانتخاب المُتنبأ به بسبب إجراء الانتخاب على كل من الآباء والأمهات بدلاً من الأمهات فقط.

○ وإذا ما أريد حساب قيمة التقدم في الانتخاب المتنبأ به بعد عدد معين من الأجيال (بغرض إجراء دورة انتخاب واحدة سنويًا)، فإن المعادلة المبسطة تكون كما يلي

$$G_y = [(c)\,(k)\,(\sqrt{VP})\,(h^2) / y]$$

علمًا بأن:

G_y = التقدم في الانتخاب / سنة.

y = عدد السنوات التي تلزم لإجراء دورة واحدة من الانتخاب.

هذا ولا يجب أن نتوقع أن انتخاب عدد أقل من النباتات يعطي – دائما تقدمًا أفضل؛ ففي الواقع .. يتعين عند انخفاض درجة التوريث زيادة عدد النباتات المنتخبة للتأكد من أن بعض النباتات التي يتم انتخابها تكون متفوقة بسبب تركيبها الوراثي المتميز وليس لأسباب بيئية فقط. وتوجد خطورة من احتمالات زوال القاعدة الوراثية إذا ما كانت شدة الانتخاب عالية جدًا؛ الأمر الذي يكون له تأثيرات ضارة على فاعلية الانتخاب في الأجيال التالية. وكقاعدة عامة .. فإن معظم مربي النبات ينتخبون أفضل ١٠٪ من النباتات (عن Poehlman & Sleper ١٩٩٥).

وسائل زيادة التقدم الوراثي السنوي في برامج التربية بالانتخاب

يسعى المربي – دومًا – إلى تعزيز وزيادة التقدم الوراثي الذي يحرزه سنويًا في برامج التربية بالانتخاب؛ من خلال التحكم في مختلف متغيرات المعادلة الخاصة بالتقدم الوراثي، كما يلي:

عدد سنوات كل دورة انتخاب

يتوقف عدد سنوات كل دورة انتخاب على عدد العروات التي يمكن زراعتها كل عام، حيث يمكن زراعة عروتين، أو ثلاث عروات – أحيانًا – من المحصول الواحد في المناطق ذات المناخ المعتدل أما في المناطق الشديدة البرودة شتاء، أو الشديدة الحرارة

صيفا فيمكن زراعة عروات إضافية فى البيوت المحمية، أو فى مناطق أخرى من العالم، تسمح فيها الظروف البيئيه باستمرار الزراعة

ويستفاد من العروات الإضافية هذه فى إجراء التهجينات، وفى التربية الداخليه، وإكثار البذور، كما قد يستفاد من بعضها فى التقييم والانتخاب. ويتوقف ذلك على الإمكانات المتاحة، والمحصول المزروع، والصفات التى يجرى الانتخاب لها

فالزراعات المحمية وحجرات النمو لا تناسب إلا المحاصيل التى لا تتطلب مساحات كبيره لنموها، وعمليات التربيه التى لا تتطلب أعدادا كبيرة من النباتات لإنجازها ويعد إجراء التهجينات أكثر عمليات التربية شيوعا فى البيوت المحمية كما يجرى فيها - أحيانًا زراعة مزيد من الأجيال، للوصول الى الأصاله الوراثيه، ويكون ذلك – غالبا - بطريقة التحدّر من البذرة المفردة Single-Seed Descent كما يعد التقييم لمقاومة الآفات أكثر الاختبارات إجراء فى البيوت المحمية وحجرات النمو

وبالمقارنة فإن زراعة العروات الإضافية تحت ظروف الحقل – فى المناطق التى يسودها جو معتدل – تسمح بتقييم أعداد كبيرة من النباتات، وإجراء معظم عمليات التربية التى تجرى فى العروة الرئيسية، ولكن يعاب عليها صعوبة الإشراف الدائم على العمليات الزراعية التى تجرى بها، والتكاليف والجهود الإضافية التى تبذل فى التنقل بين المحطتين، والتأخير الذى قد يحدث فى انتقال البذور والأجزاء الخضرية المستعملة فى الزراعة فى حالة وجود قوانين حجز زراعى خاصة بالمحصول المراد زراعته

أما زراعة العروات الإضافية فى دول أخرى بنصف الكرة الأرضية المقابل فإنها تتطلب اتفاقيات دولية وترتيبات خاصة، لسرعة انتقال الأجزاء النباتيه المستعملة فى الزراعة ولهذه الطريقة مزايا الطريقة السابقة وعيوبها

شدة الانتخاب (k)

تفضل – دائما – زيادة أعداد النباتات أو السلالات التى يجرى تقييمها، لأن ذلك يكون مصاحبًا بزيادة فى قيمة شدة الانتخاب بالوحدات القياسية (أو k)، فبفرض أن المربى يقوم بانتخاب أفضل ٢٠ سلالة فإن ذلك يعنى أن شدة الانتخاب (كنسبة

مئوية) تكون ٢٠٪ فى حالة اختبار ١٠٠ سلالة، و ١٠٪ عند اختبار ٢٠٠ سلالة، و ٥٪ لدى اختبار ٤٠٠ سلالة. وتكون قيمة k المقابلة هى ١،٤، و ١٧٥، و ٢٠٦ – للحالات الثلاث – على التوالى. وحتى لو حافظ المربى على نسبة مئوية ثابتة من السلالات المنتخبة .. فإن زيادة عدد السلالات المختبرة يعنى تقليل التربية الداخلية فى العشيرة، وهو أمر مطلوب. وتعد ميكنة العمليات الزراعية واستخدام الحاسبات الآلية من أهم العوامل التى ساعدت مربى النباتات على زيادة أعداد السلالات التى تختبر فى برامج التربية سنويًا.

تحكم الآباء (c)

يمكن زيادة قيمة (c) من ٠٥ إلى ١٠ بانتخاب الصفة قبل تلقيح الأمهات بالآباء المنتخبة وغير المنتخبة. ويفضل انتخاب الأمهات والآباء قبل التلقيح؛ حتى تكون الآليلات المورثة للنسل من نباتات منتخبة. ويعنى انتخاب الأمهات فقط أن نصف الآليلات – فقط – هى التى تكون من نباتات منتخبة أما النصف الآخر من الآليلات – وهو الذى يتحصل عليه من الآباء غير المنتخبة – فإنه لا يسهم فى أى تقدم وراثى

كما يمكن زيادة تحكم الآباء من ١،٠ إلى ٢،٠ باستعمال البذور الناتجة من التلقيح الذاتى أو السلالات الخضرية لإجراء التلقيحات بين أنسال أنصاف الأقارب المتفوقة Superior half-sib progenies بدلاً من استعمال البذور المتبقية من أنصاف الأقارب (فى التلقيحات القمية)؛ ذلك لأن الآليلات الموجودة فى البذور الناتجة من التلقيح الذاتى تأتى من الأفراد المنتخبة فقط، بينما تأتى نصف آليلات بذور أنصاف الأقارب من النباتات المنتخبة، ويأتى نصفها الآخر من العشيرة التى تضم أفرادًا غير منتخبة

التباين الوراثى (σ^2_A، و σ^2_g)

يتأثر مقدار التباين الوراثى الإضافى فى العشيرة بالعوامل التالية:

١ – مدى التنوع أو التباعد الوراثى بين الآباء:

تتأثر الاختلافات الوراثية بعدد الآباء التى استعملت فى إنتاج العشيرة، ومدى تقاربها أو تباعدها – وراثيًا – عن بعضها البعض؛ ففى النباتات الثنائية التضاعف ..

يمكن أن تحتوى العشيرة الناتجة من تلقيح فردى single cross على أحد آليلين فقط فى كل موقع جينى، ويزيد هذا الرقم إلى ثلاثة، وأربعة فى العشائر الناتجة من التلقيحات الثلاثية three-way crosses، والمزدوجة (الرباعية) double crosses على التوالى وهكذا. وهو ما يعنى توفر قدر أكبر من الاختلافات الوراثية. ولهذا الأمر أهمية خاصة فى برامج التربية التى يكون فيها عدة دورات من الانتخاب المتكرر، نظرا لأن مدى التقدم الذى يمكن تحقيقه بالانتخاب يتوقف على عدد آليلات كل جين فى عشيرة الأساس Base Population التى يبدأ فيها الانتخاب. وكلما ازداد عدد الآباء المستعملة فى كل دورة انتخاب.. ازدادت الاختلافات الوراثية التى تتوفر للانتخاب.

وكلما كانت الآباء المستعملة فى إنتاج عشيرة الأساس متباعدة عن بعضها البعض وراثيًا (أى مختلفة فى أنسابها).. ازدادت فرصة مشاركتها بالآليلات مختلفة فى مختلف المواقع الجينية. كما يعمد المربى إلى الحد من النقص فى الاختلافات الوراثية - الذى يحدث نتيجة للتربية الداخلية أثناء إجراء برنامج التربية - بانتخاب سلالات لدورات الانتخاب، تنتمى (أو تنتسب) إلى تلقيحات أصلية مختلفة.

هذا.. ولا تعنى المناقشة السابقة أن يعمد المربى إلى إدخال آباء غريبة exotic parents (وهى الأصناف أو السلالات التى لا تكون منتجة، أو مزروعة فى المنطقة التى تنتج لأجلها الأصناف الجديدة) لمجرد زيادة الاختلافات الوراثية فى عشيرة الأساس، لأن هذه الزيادة تكون مصاحبة بانخفاض عام فى متوسط العشيرة. ولا ينصح بإدخال مثل هذه الآباء إلا فى برامج الانتخاب المتكرر الطويلة المدى.

٢ - المدى الذى وصلت إليه التربية الداخلية فى العشيرة قبل التقييم والانتخاب

ترتبط التباينات الوراثية الإضافية إيجابيًا بنسبة المواقع الجينية الأصيلة فى عشيرة من الأفراد. وتؤثر التربية الداخلية F على مقدار σ^2_A حسب المعادلات المبينة فى جدول (١٤-٣). ويجب أن يؤخذ فى تقدير الزيادة فى مقدار σ^2_A بالتربية الداخلية الوقت الذى يستلزمه الحصول على مزيد من التراكيب الوراثية الأصيلة، حيث أن التقدم الذى قد يتحقق مع كل دورة انتخاب قد يزداد بالاختيار المناسب لطريقة التربية، ولكن قد تزداد فى المقابل عدد السنوات/دورة، مما قد يقلل من التقدم/سنة.

٣ – عدد أجيال الانعزال بين الدورات:

ترتبط درجة التباينات الوراثيــة فـى العشـيرة بعـدد المـرات التـى يتـاح فيـها تكـون تراكيب وراثية جديدة نتيجة للتزاوج بين أفراد العشيرة، علمًا بأن فرصة ظهور انعزالات جديدة - بحدوث العبور بن الجينات المرتبطـة – لا تتـأتى إلاّ عندمـا يكـون الفـرد فـى حالة خلط ورثى (AaBb)، لأن العبــور بـين الجينـات فـى الـتراكيب الوراثيـة الأصيلـة (AABB أو aabb) لا ينتج عنه أى انعزالات جديدة. وتــزداد احتمـالات الانعـزال بـين الجينات المرتبطة مع كل جيل جديد من التلقيح الخلطى العشوائى فى العشيرة. وتؤخـذ تلك الحقيقة فى الاعتبار عند تحديد عدد أجيال التزاوجات بين الأفراد المنتخبة خــلال برنامج التربية

ويمكن أن يؤثر عدد أجيال التزاوجات على التقدم الوراثى/سنة بزيادته لعدد المواسـم التى تلزم لإكمال دورة الانتخاب؛ علمًا بأن تلك الزيادة يمكــن تحقيقـها – دونمـا تأثـير على عدد السنوات لكل دورة بإجراء تلك التزاوجات فــى مواقـع أخـرى تناسـب زراعـة المحصول، وإن كانت لا تناسب تقييمه.

جدول (٣-١٤): التباينات الوراثية بين عائلات ذات تربية داخلية (F) عندما يكون التفوق صفـرًا إلى درجة إمكان إهماله (F = صفر لنباتات الـ F_2 أو الـ S_0).

العائلات	التباين الوراثى
أنصاف الأشقاء half-sib	$[\frac{1}{4}(1+F)]\,\sigma^2_A$
الأشقاء full-sib	$[\frac{1}{2}(1+F)]\,\sigma^2_A + [\frac{1}{2}(1+F)]^2\,\sigma^2_D$
الملقحة ذاتيًا selfed	$(1+F)\,\sigma^2_{A'} + \frac{1}{2}(1-F)(1+F)\,\sigma^2_D$

σ^2_A = التباين الوارثى الإضافى.

σ^2_D = تباين السيادة.

$\sigma^2_{A'}$ = التباين الوراثى الإضافى + مكون آخر يكون دالة على درجة السيادة.

التباينات داخل الوحدات التجريبية (σ^2_u، σ^2_{wg}، و σ^2_w)

إن التباينات داخل الوحدات التجريبية (σ^2_w) تتحــدد بكـل مـن التأثـيرات البيئيـة (σ^2_u). والانعـزال الوراثـى (σ^2_{wg})، ويكـون تأثيرهمـا دالـة لعـدد النباتـات التـى يؤخـذ متوسطها كمتوسط للـ plot.

وتتحدد تلك العلاقة بالمعادلة التالية:

$$\sigma^2_{w} / n = (\sigma^2_{u} + \sigma^2_{wp}) / n$$

حيث إن n هى عدد النباتات بالوحدة التجريبية plot

تكون قيمة n واحداً صحيحا عندما يكون الانتخاب على أساس النباتات الفردية فى العشيرة مثلما يكون عليه الحال فى الانتخاب المتكرر للشكل المظهرى وفى حالة تقييم السلالات أو العائلات، فإن قيمة n تتحدد بكل من حجم الوحدة التجريبية والعشيرة النباتية المستعملة، معبرًا عنها بعدد النباتات/plot. ويمكن تقدير تأثير زيادة عدد النباتات/plot بإبقاء σ^2_{w} ثابتة (٧٠٠ مثلاً)، وزيادة أعداد النباتات، حيث تكون قيمة $\sqrt{\sigma^2_{w} / n}$، كما يلى

N	$\sqrt{\sigma^2_{w} / n}$
١	٢٦,٥
٢	١٨,٧
٣	١٥.٣
٤	١٣ ٢
٥	١١ ٨
١٠	٨,٤
٢٠	٥ ٩
٣٠	٤,٨
٤٠	٤ ٢
٥٠	٣ ٧
٦٠	٣ ٤
١٠٠	٢,٦

يلاحظ أن أهمية أو قيمة زيادة أعداد النباتات بالوحدة التجريبية plot تقل بزيادة قيمة n، وأن الفرق بين نبات واحد، و ١٠ نباتات بالوحدة التجريبية فى مثالنا كان ٢٦ ٥ - ٨,٤ = ١٨ ١ وحدة، هذا بينما كان الفرق بين ٦٠، و ١٠٠ نبات/plot هو ٨ ٠ وحدة فقط ويمكن للمربى أن يحدد العدد الأمثل من النباتات/plot بالنسبة لكل من الصفات التى يرغب فى تقييمها

التباينات من وحدة تجريبية لأخرى (σ^2)

يرتبط تقدير σ^2 بالاختلافات البيئية من قطعة تجريبية لأخرى، ويتأثر ذلك بمدى تجانس الوحدات التجريبية داخل المكررة الواحدة وفى التجارب الحقلية تزداد فرصة زيادة σ^2 بزيادة مساحة المكررة الواحدة ويمكن خفض قيمة σ^2 بخفض عدد الوحدات التجريبية/مكررة، وبخفض حجم الوحدة التجريبية ذاتها

وعندما يكون الانتخاب على أساس النباتات الفردية لا يصبح التباين من plot لأخرى ذا أهمية إذا ما قورنت النباتات داخل الـ plot أو الـ grid مع بعضها بدلاً من مقارنة النباتات بين الـ plots المختلفة.

الخطأ التجريبى (σ^2_e)

إن خفض قيمة σ^2_u، و σ^2_{wg}، و σ^2 يسبب خفضا فى قيمة σ^2_e لأن:

$$\sigma^2_e = (\sigma^2_u + \sigma^2_{wg}) / n + (\sigma^2)$$

ويتأثر – كذلك – مدى أهمية σ^2_e بعدد المكررات (r) والبيئات (t) التى يجرى فيها الاختبار، كما يتضح من التعبير (σ^2_e/rt).

تفاعل التركيب الوراثى مع البيئة (σ^2_{ge})

يمكن خفض تأثير التفاعل بين التركيب الوراثى والبيئة بإجراء التقييم فى عدة بيئات (t)، حيث يعبر عنه كـ (σ^2_{ge} / t)، وعلى المربى أن يختار العلاقة بين عدد المكررات والبيئات التى تعطى أفضل قدر من التقدم الوراثى بأقل تكلفة ممكنة

ويمكن تقدير تأثير الأعداد المختلفة للمكررات والبيئات من التعبير:

$$(\sigma^2_e / rt) + (\sigma^2_{ge} / t)$$

يلاحظ من التعبير السابق أن زيادة عدد البيئات يكون أكثر تأثيرًا عن زيادة عدد المكررات، ذلك لأن t تعد مقسومًا عليه لكل من σ^2_e، و σ^2_{ge}.

وإذا ما كان عدد الوحدات التجريبية التى بالإمكان زراعتها ثابتًا، ولم تكن التكلفة بذى أهمية، وكانت σ^2_{ge} هامة، فإن أقصى تقدم وراثى يمكن تحقيقه، بزراعة مكررة

واحدة فى كثير من البيئات، إلاّ أن ذلك الأمر لا يحدث فى أغلب الأحيان لأن تكلفة الزراعة فى عدة مواقع تكون أكثر من تكلفة زراعة مكررات إضافية فى موقع واحد وتؤدى زراعة أى موقع إضافى أو مكررة إضافية إلى خفض تباين الشكل المظهرى، إلاّ أن مدى هذا الخفض يقل كلما ازدادت قيمتا r، و t مثلما كان عليه الحال عندما أوضحنا تأثير الزيادة فى أعداد النباتات/plot على خفض الـ σ^2_w.

الانتخاب غير المباشر

يعنى بالانتخاب غير المباشر الانتخاب للصفات التى ترتبط جيدا مع الصفة المعنية، التى يراد تحسينها.

وتتحدد أهمية الانتخاب غير المباشر لصفة ما - تورث كميًّا - بالمعادلة التالية:

$$CR_x / R_x = r_A \, (i_y h_y / i_x h_x)$$

حيث إن:

CR_x = مقدار التحسن فى الصفة الأولية primary character (مثل صفة المحصول)، الذى يحصل عليه بالانتخاب غير المباشر للصفة الثانوية secondary character (مثل صفة معدل البناء الضوئى)

R_x = مقدار التحسن فى الصفة الأولية، الذى يحصل عليه بالانتخاب المباشر فيها

r_A = الارتباط الوراثى بين الصفة الأولية (x)، والصفة الثانوية (y)

i_y = شدة الانتخاب للصفة الثانوية (نسبة عدد التراكيب الوراثية المنتخبة إلى عدد التركيب المقيمة).

i_x = شدة الانتخاب للصفة الأولية

h_y = الجذر التربيعى لدرجة التوريث على النطاق الضيق للصفة الثانوية

h_x = الجذر التربيعى لدرجة التوريث على النطاق الضيق للصفة الأولية

ومن الواضح أن الانتخاب غير المباشر تزداد قيمته وجدواه كلما ازدادت قيمة r_A، وعندما يمكن إجراء الانتخاب غير المباشر بعدد أقل من النباتات عما فى حالة الانتخاب

المباشر. وكذلك عندما تكون درجة توريث الصفة الثانوية على النطاق الضيق أكثر من نظيرتها للصفة الأولية. وقد يكون مرد درجة التوريث الأعلى للصفة الثانوية هو قلة تأثرها بالعوامل البيئية، أو قلة تفاعل التركيب الوراثى مع البيئة، أو قلة التباين الوراثى غير الإضافى فيها ونظرا لاعتماد فاعلية الانتخاب غير المباشر على الجذر التربيعى لدرجات التوريث، فإن درجة توريث الصفة الثانوية يجب أن تزيد كثيرا من نظيرتها للصفة الأولية لكى تزداد النسبة زيادة كبيرة (عن Fehr ١٩٨٧)

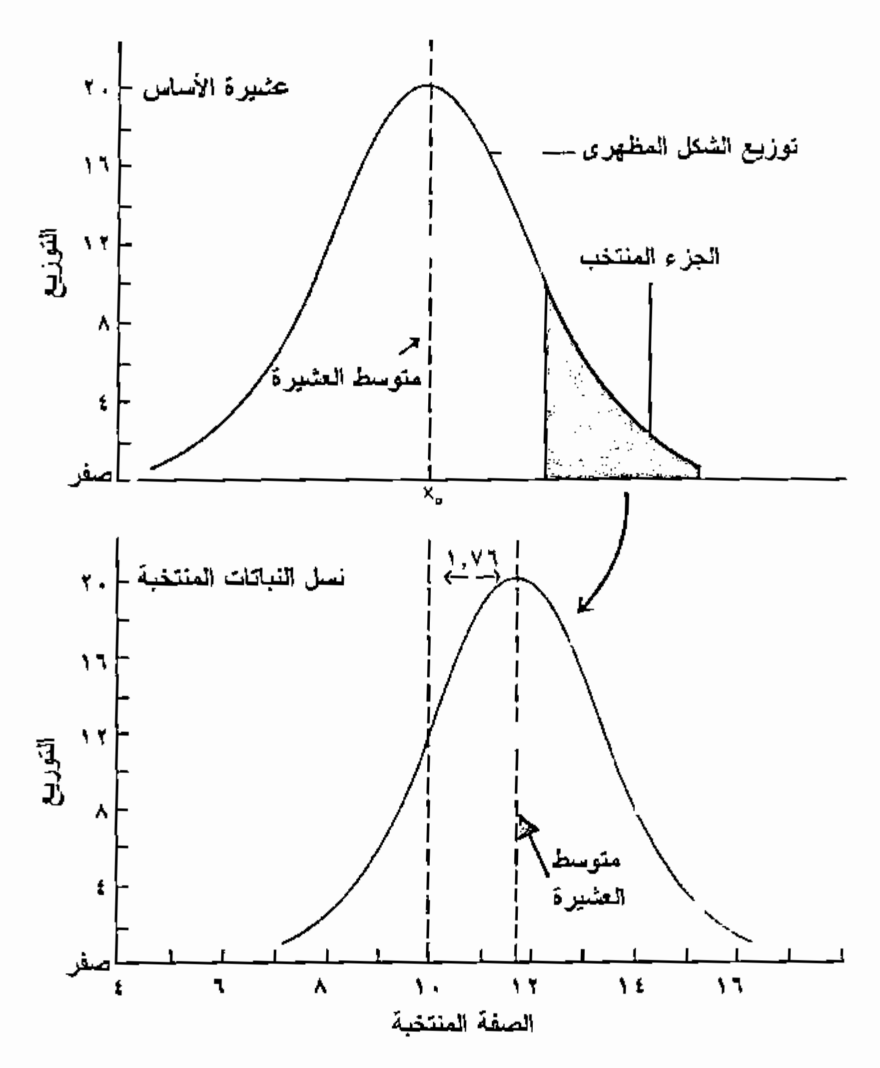
مثال على التقدم الوراثى بالانتخاب

يوضح شكل (١٤–١) مثالا افتراضيًّا على التقدم الوراثى الذى يمكن إحرازه بعد دورة واحدة من دورات الانتخاب (عن Simmonds & Smartt ١٩٩٩) ويتبين من الشكل أن انتخاب الأفراد الموزعة فى الجزء المظلل من عشيرة الأساس (الرسم العلوى) يؤدى إلى إنتاج العشيرة المحسنة (الرسم السفلى) هذا علما بأن شدة الانتخاب (k) فى هذا المثال الافتراضى هى ١٫٧٦، والنسبة المئوية للنباتات المنتخبة ١٠٪. ويتضح - لدى مقارنة القيم الإحصائية فى عشيرة الأساس، وفى نسل النباتات المنتخبة – ما يلى:

القيمة الإحصائية	عشيرة الأساس	نسل النباتات المنتخبة
المتوسط العام للعشيرة	١٠٫٠٠	١١.٧٦
تباين الشكل المظهرى (V_P)	٤٫٠	١٫٧٣
التباين الإضافى (V_A)	٢٫٠	٣٫٠
التباين البيئى (V_E)	٢٫٠	٢٫٠
درجة التوريث (h^2)	٠٫٥	٠٫٣٣

وقد تحقق فى هذا المثال تقدمًا قدره ١.٧٦ وحدة من الصفة المنتخبة بعد دورة واحدة من الانتخاب

يلاحظ من شكل (١٤–١) أنه بسبب أن التباين بين أفراد العشيرة الأصلية – على أساس الشكل المظهرى – يرجع إلى أسباب وراثية وأخرى بيئية، فإن النسل الناتج منها يتراجع متوسطه نحو متوسط العشيرة التى انتخب منها.



شكل (١٤-١) مثال افتراضى للتحسين الوراثى الذى يحدث بعد دورة واحدة من الانتخاب
يراجع المتن للتفاصيل

تطبيق معادلات التنبؤ بالتقدم الوراثى على بعض طرق التربية بالانتخاب

الانتخاب الإجمالى فى أبسط صوره

يُقدر التقدم الوراثى المتوقع نتيجة للانتخاب الإجمالى (G_m) بالمعادلة التالية

$$G_m = \frac{1}{2}\, i\, V_A / V_p$$

حيث إن

V_P = الانحراف القياسى للشكل المظـهرى، والـذى يتضمـن V_A، و V_D، و V_{AE}، و V_{DE}، و V_e وهو التباين البيئى من نبات لآخر

وتجدر الإشارة إلى أن الانتخاب بعد حدوث التلقيح يعنى عدم وجود أى تحكم فـى الأب (مصدر حبوب اللقاح)؛ ولذا فإن كفاءة الانتخاب تتوقف فقط على الأمهات

أما إذا أمكن التحكم فى كل من الآباء والأمهات قبل حدوث التلقيح بحيـث تحـدث التلقيحات العشوائية بين النباتـات المنتخبـة فقـط – وهـو ما يعـرف بالانتخـاب المتكـرر للشكل المظهرى phenotypic recurrent selection – فإن ذلك يضاعف التقـدم الحـادث بفعل الانتخاب لأن قيمة c تصبح واحدا بدلاً من ٠.٥

الانتخاب الإجمالى فى نسل النباتات الملقحة ذاتياً

يعرف الانتخاب الإجمالى فى نسـل النباتات الملقحة ذاتيًا باسـم selfed-plant mass selection (اختصارا: SMS)، وفيه تؤدى التربية الداخلية لجيل واحد إلى إعادة توزيع التباين الإضافى وتباين السيادة المتوفران فى العشيرة، حيث يزداد التباين الإضـافى فـى الأنسـال الناتجة من التلقيح الذاتى، فى الوقت الذى ينخفض فيه مستوى تباين السيادة ويكفى لتحقيق ذلك تلقيح بعض النباتات من العشيرة الخلطية التلقيح ذاتيًا، ثـم إجـراء الانتخاب فى العشيرة الناتجة من هذا التلقيح الذاتى (عشيرة S_1) وتنتخب النباتات من بين خطوط الـ S_1 على أساس الشكل المظـهرى ثم تـترك للتلقح بواسـطة حبـوب لقـاح عشوائية لنباتات S_1 أخرى. ولذا فإن وحـدة الانتخاب والانعزال تكـون هـى نباتـات الـ S_1.

ويقدر التقدم الوراثى بالانتخاب للـ SMS، كما يلى:

$$G_s = (\,^3/_2\, i\, V_A^*)\, V_{st}$$

حيث إن:

V_A^* تساوى V_A اذا كانت p = q = ٠.٥، أى فى حالة غياب السيادة

V_s = الانحراف القياسى للشكل المظهرى بين الأنسال الناتجـة مـن التلقيـح الذاتـى لـ (S, progenies)

تعطى تلك الطريقة للانتخاب الإجمالى استجابة للانتخاب تزيد بنحو ١٨-٢٠٪ عما فى طريقة الانتخاب الإجمالى العادى، بسبب الزيادة التى تحدث فى التباين الإضافى بين وحدات الانتخاب

وإلى جانب الزيادة المتوقعة فى مقدار التباين الإضافى بين وحدات الانتخاب – والتى تزيد من كفاءته – فإن الـ SMS يحقق المزايا الأخرى التالية

١ - يسمح بالفحص المظهرى لنباتات الأنسال الناتجة من التلقيح الذاتى، معطيًا بذلك فرصة إضافية للتخلص من النبتات الضعيفة الإنتاجية.

٢ – يؤدى تكرار التلقيح الذاتى فى كل دورة انتخاب إلى فرز واستبعاد الآليلات المتنحية الضارة التى تنعزل فى حالة متنحية أصيلة، بما يسمح بزيادة فرص إنتاج سلالات مرباة داخليًا قوية النمو من العشائر المحسنة

ويتطلب الـ SMS موسمين زراعيين لكل دورة انتخاب، مقارنة بالحاجة إلى موسم زراعى واحد لكل دورة انتخاب فى حالة الانتخاب الإجمالى العادى

الانتخاب الإجمالى على أساس العائلات

يعرف الانتخاب الإجمالى بين العائلات باسم family selection، وهو انتخاب متكرر يختلف عن انتخاب النباتات الفردية فى أن وحدات الانتخاب والانعزال هى العائلات وليست الأفراد (جدول ١٤-٤)

وتعتمد كل طرق وتحورات انتخاب العائلات على ثلاث خطوات رئيسية، هى كما يلى:

١ – إنتاج عائلات أو أنسال

٢ - تقييم العائلات المنتجة وانتخاب أفضلها

٣ – انعزال العائلات أو الأفراد داخل العائلات المنتخبة لتكوين عشائر الأساس لدورات الانتخاب الجديدة.

ولقد طورت عدة طرق لانتخاب العائلات بعمل تحورات طفيفة فى كل من الخطوات الثلاث المبينة أعلاه، ولكن غالبية طرز الانتخاب تختلف فى طريقة إنتاج العائلات والمدة التى تلزم لإنتاجها وتقييمها (عن Chahal & Gosal ٢٠٠٢)

جدول (١٤-٤) طرق الانتخاب المكرر لتحسين العشائر (عن Chahal & Gosal ٢٠٠٢)

	طريقة الانتخاب	وحدة الانتخاب	وحدة الانعزال	تحكم الآباء (C)	معامل التباين الوراثي الإضافي (V_A)	عدد المواسم لكل دورة	عدد السنوات لكل دورة
A	INTRA-POPULATION						
1	Mass selection						
	• Selection after pollination	IP	IP	1/2	1/2	1	1
	• Selection before pollination	IP	IP	1	1	1	1
	• Selfed plant mass selection	S_1	S_1	1	1 5*	2	1 or 2
2	Half sibs						
	• Ear-to-row	HS	HS	1/2	1/4	2	1
	• Modified-ear-to row	HS	HS	1	1/8 + 3/8	2	1
	• Remnant half-sib	HS	HS	1	1/4	2	2
	• S_1	HS	S_1	1	1/2	2	2
3	Full-sibs	FS	FS	1	1/2	3/2	2
	• Modified FS (FS selfed)	FS	S_1's	1	1/2	2	2
4	Selfed family						
	• S_1	S_1	S_1	1	1*	3	2
	• S_2	S_2	S_2	1	1.5*	4	3
	• Modified S_1	S_2	S_1	1	1/2	2	1
B	INTER-POPULATION						
	Reciprocal Recurrent Selection						
	• Remnant half-sib	HS	HS	1	1/2*	3	2
	• S_1	HS	S1	1	1/2*	3	2
	• Inbred tester	TS	S1	1		3	2
	• Full-sibs	FS	S1	1	1/2*		

IP = Individual plant

S_1 = progeny of selfed seed

S_2 = progeny from two generations of selfing

HS = seed from half-sib progenies

FS = seed from full-sib progenies

*Additive genetic variance is equal to V_A only if $p = q = 0.5$ or dominance is absent



مصادر الكتاب

حسن، أحمد عبدالمنعم (٢٠٠٥) طرق تربية النبـات الـدار العربيـة للنشـر والتوزيـع – القاهرة – ٣٩٣ صفحة

Agrawal, R. L. 1998. Fundamentals of plant breeding and hybrid sead production. Science Pub., Inc., Enfield, New Hampshire, USA. 394 p.

Allard, R. W. 1964. Principles of plant breeding. Wiley, N. Y. 485 p.

Allard, R. W. and A. D. Bradshaw. 1964. Implications of genetic-environmental interactions in applied plant breeding. Crop Sci. 4: 503-508.

Anderson, E. 1957. A semigraphic method for the analysis of complex problems. Proc. National Aca. Sci., Wash., D. C. 43: 923-927.

Benepal, P. S. and C. V. Hall. 1967. The genetic basis of varietal resistance of *Cucurbita pepo* L. to squash bug *Anasa tristis* DeGeer. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 90: 301-303.

Bos, I. and P. Caligari. 1995. Selection methods in plant breeding. Chapman & Hall, London. 347 p.

Bradshaw, J. E. 1994. Quantitative genetics theory for tetrasomic inheritance, pp. 71-99. In: J. E. Bradshaw and G. R. Mackay. (eds.). Potato genetics. CAB International, Wallingford, UK.

Brewbaker, J. L. 1964. Agricultural genetics. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N. Y. 156 p.

Burns, G. W. 1983. The Science of genetics: an introduction to heredity. (5^{th} ed.). Macmillan Pub. Co., Inc., N. Y. 515 p.

Burton, G. W. 1951. Quantitative inheritance in pearl millet, *Pennistum glaucum*. Agron. J. 43: 409-417.

Castle, W. E. and S. Wright. 1921. An improved method of estimating the number of genetic factors in cases of blending inheritance. Science 54: 223.

Chahal, G. S. and S. S. Gosal. 2002. Principles and procedures of plant breeding. Alpha Science International Ltd., Pangbourne, UK. 604 p.

Christie, B. R. and V. I. Shattuck. 1992. The diallel cross: design, analysis, and use for plant breeders. Plant Breed. Rev. 9: 9-36.

Comstock, R. E. and H. F. Robinson. 1948. The components of genetic variance in populations of biparental progenies and their use in estimating average degree of dominance. Biometrics 4: 254-266.

Comstock, R. E. and H. F. Robinson. 1952. Estimation of average dominance of genes, pp. 494-516. In: Heterosis. Iowa State College Press, Ames, Iowa.

Dewey, O. R. and K. H. Lu. 1959. A correlation and path coefficient analysis of components of crested wheatgrass seed production. J. Agron. 57: 515-518.

Dudley, J. W. 1997. Quantitative genetics and plant breeding. Adv. Agron. 59: 1-23.

Edwards, A. W. F. 1977. Fundamentals of mathematical genetics. Cambridge Univ. Pr., Cambridge. 119 p.

Engeles, J. M. M., V. R. Rao, A. H. D. Brown, and M. T. Jackson. (eds.). 2002. Managing plant genetic diversity. CABI Publishing, CAB International, Wallingford, UK. 487 p.

Falconer, D. S. 1981. Introduction to quantitative genetics. (2nd ed.). Longman, N. Y. 340 p.

Fehr, W. R. 1987. Principles of cultivar development: vol. 1. Theory and technique. Macmillian Pub. Co., N. Y. 536 p.

Frey, K. J. and T. Horner. 1957. Heritability in standard units. Agron. J. 49: 59-62.

Gamble, E. E. 1962. Gene effects in corn (*Zea meys* L.) I. Separation and relative importance of gene effects for yield. Canad. J. Plant Sci. 42: 339-348.

Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. Aust. J. Biol. Sci. 9: 465-493.

Hanson, W. D. and H. W. Johnson. 1957. Method of calculating and evaluating a general selection index obtained by pooling information from two or more experiments. Genetics 42: 421-432.

Hanson, W. D. and H. F. Robinson. (ed.). 1963. Statistical genetics and plant breeding. Nat. Acad. Sci., Wash., D. C. 623 p.

Hassan, A. A., D. H. Wallace, and R. E. Wilkinson. 1971. Genetics and heritability of resistance to *Fusarium solani* f. *plaseoli* in beans. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 96: 623-627.

Hayman, B. I. 1954a. The theory and analysis of diallel crosses. Genetics 39: 789-809.

Hayman, B. I. 1954b. The analysis of variance of diallel tables. Biometrics 10: 235-244.

Hayman, B. I. 1957. Interaction, heterosis and diallel crosses. Genetics 42: 336-355.

Hayman, B. I. 1958. The separation of epistatic from additive and dominance variation in generation means. Heredity 12: 371-390.

Jinks, J. L. 1954. The analysis of continuous variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica*. Genetics 39: 767-788.

Jinks, J. L. 1956. The F_2 and backcross generations from a set of diallel crosses. Heredity 10: 1-30.

Jinks, J. L. and R. M. Jones. 1958. Estimation of the components of hetrosis. Genetics 43: 223-234.

Kearsey, M. J. and J. L. Jinks. 1968. A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. I. Theory. Heredity 23: 403-407.

Kempthorne, O. 1957. An introduction to genetic statistics. John Wiley and Sons, Inc., N. Y.

Kempthorne, O. and R. N. Curnow. 1961. Partial diallel cross. Biometrics 17: 229-250.

Kempthorne, O. and A. W. Nordskog. 1959. Restricted selection indices. Biometrics 15: 10-19.

Kwon, S. H. and J. H. Torrie. 1964. Heritability and interrelationships among traits of two soybean populations. Crop Sci. 4: 196-198.

Li., C. C. 1955. Population genetics. The University of Chicago Pr., Chicago. 366 p.

Lynch, M. and B. Walsh. 1998. Genetics and analysis of quantitative traits. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts. 980 p.

Mahalanobis, P. C. 1928. A statistical study at Chinese head measurent. J. Asiatic Soc. Bengal 25: 301-377.

Mather, K. 1949. Biometrical genetics. Dover Pub. Inc., London. 158 p.

Mather, K. and J. L. Jinks. 1977. Introduction to biometrical genetics Chapman and Hall, London. 231 p.

Poehlman, J. M. and D. A. Sleper. 1995. Breeding field crops. (4th ed.). Iowa State Univ. Pr., Ames. 494 p.

Powers, L. and C. B. Lyon. 1941. Inheritance studies on duration of developmental stages in crosses within the genus *Lycopersicon* J. Agric. Res. 63: 129-148.

Powers, L., F. Locke, and J. C. Garrett. 1950. Partioning method of genetic analysis applied to quantitative characters of tomato cross. U. S. Dept. Agric. Tech. Bul. 998.

Rao, C. R. 1952. Advanced statistical methods in biometrical research. Wiley and Sons, N. Y.

Rawlings, J. O. and C. C. Cokerham. 1962a. Triallel analysis. Crop Sci. 2: 228-231.

Rawlings, J. O. and C. C. Cokerham. 1962b. Analysis of a double cruss hybrid populations. Biometrics 18: 229-244.

Rhodes, D., G. C. Ju, W. J. Yang, and Y. Samaras. 1992. Plant metabolism and heterosis. Plant Breeding Reviews 10: 53-91.

Sheppard, R. A. 1973. Practical genetics. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 337 p.

Simmonds, N. W. and J. Smartt. 1999. Principles of crop improvement. Blackwell Science Ltd, London, UK. 412 p.

Singh, B. D. 1993. Plant Breeding. (6th ed.). Kaylani Pub., Ludhiana, India. 896 p.

Singh, R. K. and B. D. Chaudhary. 1979. Biometrical methods in quantitative genetic analysis. Kalyani Pub., New Delhi. 304 p.

Singh, P. and S. S. Narayanan. 1993. Biometrical techniques in plant breeding. Kalyani Publishers, Ludhiana, India. 249 p.

Smith, H. F. 1936. A discriminant function for plant selection. Ann. Eugenics 7: 240-250.

Snedecor, G. W. 1956. Statistical methods. The Iowa State College Pr., Ames, Iowa. 534 p.

Snedecor, G. W. and W. G. Cochran. 1967. Statistical methods. (6th ed.). Oxford & IBH Pub. Co., New Delhi. 593 p.

Sprague, G. F. 1966. Quantitative genetics in plant improvement, pp. 315-354. In: K. G. Frey. (ed.). Plant breeding. Iowa State Univ. Pr., Ames, Iowa.

Sprague, G. F. 1967. Plant breeding. Ann. Rev. Genet. 1: 269-294.

Steel, R. G. D. and J. H. Torrie. 1960. Principles and procedures of statistics. McGraw, N. Y. 481 p.

Wricke, G. and W. E. Weber. 1986. Quantitative genetics and selection in plant breeding. Walter de Gruyter, Berlin. 406 p.

Wright, J. N. 1921. Correlation and causation. J. Agric. Res. 20: 257-287.

Wright, S. 1935. The analysis of variance and the correlations between relatives with respect to deviations from an optimum. J. Genet. 30: 243-256.

Yan, W. and L. A. Hunt. 1998. Genotype by environment interaction and crop yield. Plant Breed. Rev. 16: 135-178.

